

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Biologie

Biologie



**Iveta Štolhoferová**

**Orientace hlodavců v 3D prostoru s důrazem na vertikální dimenzi**  
**Orientation of rodents in 3D environment focusing on vertical dimension**

**Bakalářská práce**

**Vedoucí práce: doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.**

**Konzultantka: RNDr. Eva Landová, Ph.D.**


**Praha, 2017**



Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 15. 5. 2017

.....  
*podpis řešitelky*





Děkuji svému školiteli, docentu Danielu Fryntovi, a své konzultantce, doktorce Evě Landové, za jejich pomoc, rady a nápady při psaní této práce.

Děkuji mým kamarádkám magistrám Barboře Žampachové a Barboře Kaftanové za obětavé a opětovné pročitání textu, drobné i větší korektury a spoustu poznámek.

Děkuji své rodině a svému příteli za jejich podporu, pomoc i rozptýlení.





## **Abstrakt**

Práce přináší základní poznatky o orientaci hlodavců v prostoru a o způsobu, jakým 3D prostředí využívají. Cílem je podívat se na orientaci z neurobiologického a behaviorálního pohledu. Ekologie živočicha je přitom možným můstkem mezi těmito aspekty orientace. Neurobiologický pohled ukazuje, jakým způsobem je 3D prostředí v mozku hlodavců reprezentováno, jak vytvářejí kognitivní mapu a jaké jsou charakteristiky této mapy při pohybu ve všech třech dimenzích. Zvláště zdůrazněna je vertikální dimenze. Z ekologického pohledu jsou hlodavci široká skupina s rozličnými prostorovými strategiemi – nalézáme druhy s vysloveně povrchovou ekologií, druhy se zásadní vertikální aktivitou, druhy žijící ve složitých norách a další. Toto přirozeně klade různé nároky na mentální reprezentaci prostředí a odráží se v chování zvířete. Behaviorální pohled tak zachycuje schopnosti druhů orientovat se v prostředí a rozdíly v těchto schopnostech, pokud je prostředí významně obohaceno o vertikální složku.

### **Klíčová slova**

3D prostředí, hlodavci, chování, orientace, prostorová kognice, prostorové strategie, vertikální dimenze





## **Abstract**

This thesis reviews the knowledge of a spatial orientation and a use of 3D environment in rodents. The goal is to look at the topic from both neurobiological and behavioral point of view while animal's ecology may represent a bridge between these two aspects of orientation. Neurobiological point of view shows how is an environment represented in rodents' brain, how cognitive map works, and how it is modified when moving in all three dimensions. The main focus here is on the vertical dimension. When speaking about ecology, rodents are a diverse group with wide range of spatial strategies: surface oriented species, species with a major vertical activity, species living in multilevel burrows, and more. For this it is natural to expect various demands on spatial orientation and diverse spatial behavior. Therefore, behavioral point of view shows an ability of species in orientation and how these abilities differ when vertical dimension is present in an environment.

### **Keywords**

3D environment, behavior, orientation, rodents, spatial cognition, spatial strategies, vertical dimension



# Obsah

1. Úvod .....	13
2. Problematika orientace v 3D prostoru.....	14
2.1. Co je to 3D prostor .....	14
2.2. Co je to orientace .....	14
3. Neurobiologické základy orientace v prostoru .....	16
3.1. Prostorové strategie hlodavců .....	16
3.2. Mentální podklad prostorové orientace u hlodavců.....	16
3.3. Další typy buněk uplatňující se v orientaci .....	19
3.4. Prostorová paměť a přemapování place cells .....	21
3.5. Integrace signálů z jednotlivých typů buněk .....	21
3.5.1. Aferentní vedení prostorové informace do hipokampu .....	21
3.5.2. Neurony vytvářející výpočetní síť pro kódování poziční informace .....	23
3.6. Kódování vertikálního rozměru .....	24
3.6.1. Pozorované rozdíly mezi kódováním vertikální a horizontální dimenze.....	24
3.6.2. Navrhované možnosti reprezentace 3D prostoru.....	26
3.6.3. Problémy při formování plně prostorové mapy – HD cells.....	29
3.6.4. Problémy při formování plně prostorové mapy – grid cells.....	31
3.7. Plasticita kognitivní mapy – diskuze.....	32
3.7.1. Role učení.....	32
3.7.2. Role ekologie.....	33
4. Orientace v prostoru z hlediska etologie .....	34
4.1. Propojení chování a neurobiologické reprezentace prostředí.....	34
4.2. Pohyb v 3D prostoru.....	35
4.3. Vybrané behaviorální experimenty .....	36
4.3.1. Variace na téma radiální bludiště .....	36
4.3.2. Variace na téma trojdimenzionální kubické bludiště.....	39

4.4. Přínos behaviorálních experimentů – diskuze.....	43
4.4.1. Co stojí za nárůstem vertikálních pohybů během popsaných experimentů? .....	43
4.4.2. Jaké strategie využívají potkani při pohybu v komplexním 3D prostředí? .....	45
4.4.3. Je možno tyto poznatky vztáhnout na všechny hlodavce? .....	46
5. Všeobecná diskuze a závěr .....	48
6. Citovaná literatura .....	49

# 1. Úvod

Jako téma této práce jsem si zvolila prostorovou orientaci hlodavců. Jde o téma široké a zkoumané z mnoha pohledů. Řada prací na toto téma však měla až do nedávné doby společnou jednu zásadní věc – experimentální prostor redukovaly na rovinu. V poslední době však přibýlo prací, které se soustředí také na vertikální rovinu či na komplexní 3D prostor a orientaci v něm. Na tyto se chci zaměřit.

Na toto téma bych se chtěla podívat ze dvou pohledů, kterým odpovídají dvě velké kapitoly této práce – neurobiologický pohled a behaviorální pohled. Mentální reprezentace prostoru v mozku živočicha je založena na řadě specializovaných buněk. Ty vysílají akční potenciály, pokud se živočich nachází na konkrétním místě v prostoru anebo informují o směru hlavy, rychlosti živočicha a dalších faktorech důležitých pro sestavení *map-like* reprezentace prostoru. Většina těchto buněk byla zkoumána pouze v plochých horizontálních arénách, některé však také v komplexnějších uspořádáních. V nich vykazují některé odlišné či specifické vlastnosti. Orientace a navigace ve 3D prostředí je přirozeně komplikovanější než orientace a navigace v rovině – je tudíž samozřejmé, že s sebou nese teoretické problémy, které je potřeba vyřešit. Příkladem může být komutativnost rotací, tj. situace, kdy nezáleží na pořadí provedených prvků, a pokud jej změníme, dostaneme tentýž výsledek jako původně. Rotace v 2D prostoru jsou komutativní, v 3D prostoru však již nikoliv. V pozemských podmínkách pak spočívá zásadní odlišnost vertikální dimenze v její provázanosti s vektorem gravitačního zrychlení – ten je orientován vždy právě ve vertikálním směru. O systému prostorově zaměřených neuronů, teoretických problémech orientace v 3D prostoru a možných reprezentací 3D prostředí bude pojednáno v kapitole 3.

Kapitola 4 se naopak zaměřuje na behaviorální přístupy k této problematice. Zkoumá, zda behaviorálně vymezený prostor odpovídá objektivně vymezenému prostoru, a sleduje preference druhů k rozdílným typům prostorových aktivit a na nich postavených prostorových strategiích.

Na hlodavce jsem se v této práci zaměřila z důvodů velké diverzity pozorovaných prostorových strategií v rámci jejich druhů, dlouho trvajícím výzkumu orientace v laboratorně kontrolovaných a manipulovaných podmínkách, velkého významu pro člověka (například jako škůdci na sklizni či přenašeči nemocí) a praktických důvodů jako dostupnost a nenáročnost na chov. Přes všechny tyto vlastnosti však zůstává řada otázek ohledně jejich prostorové orientace otevřena. Věřím tak, že jsou výbornými a zajímavými kandidáty na další výzkum.

Výzkumným cílem této práce je zaměřit se a najít odpovědi na tyto otázky:

1. Liší se mentální reprezentace horizontální a vertikální dimenze?
2. Existují mezi jednotlivými druhy rozdíly v mentální reprezentaci vertikální dimenze?
3. Souvisejí tyto rozdíly s ekologií daných druhů?
4. Jakým způsobem lze u různých druhů zjistit odlišnosti ve schopnostech orientace v komplexním 3D prostředí?

## 2. Problematika orientace v 3D prostoru

### 2.1. Co je to 3D prostor

Trojdimenzionální prostor je naše běžná životní realita. Objekty v něm jsou charakterizovány tím, že mají šířku, výšku a hloubku. Tyto tři charakteristiky předmětů vycházejí z faktu, že 3D prostor je určen třemi osami, nejčastěji nazývanými x, y a z, jejichž libovolné dvojice jsou na sebe vždy kolmé. Vertikální osa je taková, která je rovnoběžná s vektorem gravitačního zrychlení. Umístění každého bodu v tomto prostoru lze určit, pokud zjistíme jeho souřadnice na každé ze tří os. Ve trojdimenzionálním prostoru existují tři typy rotací. Anglicky jsou nazývány *roll*, *pitch* a *yaw*. České ekvivalenty se používají například v technických oborech, ve stejném pořadí jsou to klonění, klopení a bočení. V biologii obvykle nevztahujeme tyto rotace k osám prostoru, nýbrž k osám živočicha. U kvadrupedního živočicha znamená klonění rotaci kolem kraniokaudální osy, klopení rotaci kolem transversální osy a bočení rotaci kolem dorzoventrální osy. Zobrazení rotací je na obrázku 1. Dvojdímní prostor umožňuje pouze jeden typ rotace – bočení.



**Obrázek 1:** Zobrazení třech možných typů rotací v 3D prostoru. Upraveno podle Murphy-Chutorian & Trivedi 2009.

To, zda je prostor trojdimenzionální, závisí také na kontextu. Představme si plochou arénu typu těch používaných pro open field test, ovšem s tím že podlaha je oproti horizontální rovině nakloněná o 10°. Jde o 2D nebo 3D prostředí? Aréna je stále plochá, pouze tato plocha nelícuje s horizontálou – je relevantní lokální kontext, ve kterém jde o pohyb ve 2D prostředí, nebo globální kontext, ve kterém jde o pohyb ve 3D prostředí? Tato otázka lze rozhodnout pomocí experimentů, o některých z nich budu hovořit v kapitole 3.6.

### 2.2. Co je to orientace

Navigace je pohyb ke známému cíli, předpokladem je znalost vlastní pozice a relativní pozice vůči cíli. Orientace nevyžaduje znalost přesné pozice v prostoru, pouze znalost směru pohybu (Nekovářová et al. 2016). Orientace by nebyla možná bez vnímání, zpracování a integrace podnětů vnějších i vnitřních (Jacobs & Schenk 2003). Rozlišujeme vnější podněty (například poloha slunce, rozmístění budov, houkání sovy) a vnitřní podněty. Z těch jsou pro orientaci v prostoru zásadní především informace přicházející z vestibulárního aparátu, případně z proprioreceptorů. Některé

podněty mohou být vnímány obojím způsobem, například sklon svahu (Burgess 2008). Orientace je zasazena do jistého rámce. Allocentrický rámec je takový, kde jsou prostorové vztahy reprezentovány nezávisle na pozici zvířete. Egocentrický rámec naopak definuje prostorové vztahy vůči zvířeti samému (Wilson et al. 2016b). O podnětech a jejich zpracování více v kapitole 3. Navigace může být allothetická a idiothetická. Allothetická je založena na externích orientačních bodech (a tedy podnětech vnějších), idiothetická na podnětech vnitřních (Nekovářová et al. 2016). Ve většině reálných situací se oba typy navigace uplatňují zároveň (Nekovářová et al. 2016).

Jak živočichové vnímají prostor, představil E. Tolman svým konceptem *kognitivní mapy*. Tolman jako kognitivní mapu označuje proces, ve kterém jsou přicházející impulsy zpracovány do pomyslné mapy cest a okolních vztahů a který nakonec vede k chování, jež zvíře vykáže. Tato mapa je dostatečně flexibilní a komplexní, takže umožňuje živočichovi efektivně reagovat, pokud dojde v prostředí k nějaké změně (Tolman 1948). Kognitivní mapa byla navržena jako alternativa k tehdy rozšířenému konceptu stimul-reakce (*stimulus-response*), jímž se vysvětlovalo chování pokusných zvířat v behaviorálních experimentech typu bludiště (Tolman 1948). V současné době je používána přesnější definice: procesy vytvářející mentální reprezentaci okolního prostředí, která umožňuje kódování, ukládání a využívání prostorové informace, a tedy plánování pohybu v prostředí (Nekovářová et al. 2016). Výsledkem těchto procesů je *map-like* reprezentace prostředí a prostorové chování jedince (O'Keefe & Nadal 1978). Kognitivní mapa je tedy spíše soubor informací a pravidel než „obrázek v hlavě“. Taková představa odpovídá spíše pojmu *map-like* reprezentace prostředí (O'Keefe & Nadal 1978). Pro vznik kognitivní mapy je klíčový hipokampus a přilehlé oblasti (Nekovářová et al. 2016).

Modelový experiment, jenž ilustruje projev kognitivní mapy u zvířete, je takový, ve kterém je zvíře schopno najít zkratku. Jeden z prvních pochází přímo od Tolmana a jeho kolegů (Tolman et al. 1946, reprint 1992). Potkan (*Rattus norvegicus*) procházel bludištěm, na jehož začátku byla kruhová místnost. Z ní vybíhala chodbička, která se následně třikrát zalomila do pravého úhlu. Na konci chodbičky pak byla umístěna odměna. Potkani byli naučeni, aby bludištěm procházeli bez zaváhání – zapamatovali si cestu. Následně byla původní chodbička uzavřena, naopak bylo z kruhové místnosti otevřeno 18 nových, vějířovitě uspořádaných chodbiček vždy o 10° odkloněných od k nim sousedních (kromě 9. a 10. chodbičky, které mezi sebou měly 20°). Bylo sledováno, jakou chodbičku potkan zvolil při svém pátrání po odměně. Potkani nejčastěji volili chodbu č. 6 směřující k odměně, na druhém místě pak chodbu č. 1, jež byla v kolmém úhlu k chodbě původní. Ostatní chodby byly zastoupeny méně než 10 % voleb potkanů. Třetina až skoro polovina potkanů (v závislosti na tom, jakou tolerujeme odchylku od nejpřímějšího směru k odměně) tak byla schopna najít zkratku, tj. reagovali pružně a efektivně na změnu v prostředí (Tolman et al. 1946, reprint 1992).

Pojem *path integration* označuje proces výpočtu své současné/budoucí pozice na základě předcházející pozice a směru pohybu (Jeffery et al. 2013). Pro tento proces jsou zásadní vnitřní podněty z vestibulárního aparátu a proprioreceptorů. Typy neuronů, které se na něm podílejí, jsou především *head-direction cells*, *grid cells* a *speed cells* (Grieves & Jeffery 2017). Více o nich v kapitole 3.2.

### 3. Neurobiologické základy orientace v prostoru

#### 3.1. Prostorové strategie hlodavců

Podle Handbook of the Mammals of the World, vol. 6 (Wilson et al. 2016a) v současnosti rozeznáváme téměř 2500 druhů hlodavců ve 34 třídách. Mimořádná diverzita co do počtu druhů se pojí také s mimořádnou diverzitou habitatovou – hlodavce najdeme v každém habitatu s výjimkou marinních. V důsledku toho u nich též rozeznáváme řadu prostorových strategií. Nejrozšířenější je povrchová strategie, a to u 24 tříd (zvíře je vázáno na zemský povrch, případně skály, na povrchu tráví většinu svého života), u 4 z nich přitom bylo pozorováno velmi časté šplhání po skalách. Ve 13 třídách se objevuje podzemní způsob života (zvíře tráví většinu života ve členitých norách, které si samo hrabe). V 9 třídách nalezneme druhy s arboreální strategií (zvíře tráví většinu života v korunách stromů, přímé vertikální šplhání či skoky jsou časté). Někteří hlodavci jsou také významně vázáni na vodu, plavou a potápí se, jejich způsob života je semiaquatický – toto se objevuje u 7 tříd hlodavců. Naposled u 2 tříd se objevuje dokonce pasivní let (Wilson et al. 2016a, ADW). V některých čeledích se vyskytují všechny strategie, i blízké druhy se tak mohou zásadně lišit ve využívání prostoru. Takováto různorodost prostorových strategií klade přirozeně vysoké nároky na mentální reprezentaci prostoru v mozku hlodavců, největší nároky pravděpodobně vznikají při arboreálním či (semi)aquatickém způsobu života.

Pokud zvíře potřebuje plánovat svůj pohyb prostoru, musí být v jeho mysli formována pomyslná mapa dostatečně obecná a flexibilní, aby mohla zachytit jakékoliv prostředí, zároveň však dostatečně konkrétní, aby jedinec dobře a specificky rozpoznával jednotlivé mapy a jejich prvky. U každé mapy jsou klíčové tři komponenty: vlastní obraz prostředí, kompas a měřítko. Takto lze nazírat také na *map-like* reprezentaci prostředí u savců (Jeffery et al. 2013). Za její vznik, stejně jako za vznik kognitivní mapy, je zodpovědný hipokampus a přilehlé oblasti – obrázek 2d (Burgess 2008, Moser & Moser 2008).

#### 3.2. Mentální podklad prostorové orientace u hlodavců

Pro každý kognitivní proces jsou základem vstupní podněty, které jedinec registruje. Ani prostorová orientace není výjimkou, první předpoklad je tedy následující.

I. Percepce a filtrace podnětů využitelných pro allothetickou orientaci, tedy orientaci pomocí orientačních bodů, anglicky landmarks. Hlodavci jsou schopni orientovat se dobře podle stimulů zrakových (Etienne et al. 1995 – *Mesocricetus auratus*, O'Keefe & Conway 1978 – *Rattus norvegicus*). Hlodavec může použít k orientaci i vjemy čichové (Anderson & Jeffery 2003), samy o sobě však nemusí k orientaci stačit (Zoladek & Roberts 1978). Obdobně hlodavec využívá i vjemy sluchové (Rossier et al. 2000). Vliv vjemů chuťových a hmatových při navigaci je v běžných situacích malý. Orientace s pomocí magnetorecepce se u některých hlodavců sice vyskytuje, jde však o velmi specifické téma, kterým se zde zabývat nebudu (pro review Moritz et al. 2007). U běžně testovaných hlodavců pozorujeme preferenci ke zrakovým orientačním bodům, pokud jsou k dispozici, pak se zvíře primárně orientuje podle nich (Etienne et al. 1994). Upřednostňuje přitom distální orientační body před lokálními (Shapiro et al. 1997). Pokud jsou zrakové vjemy v kontradikci s dalšími vjemy (často

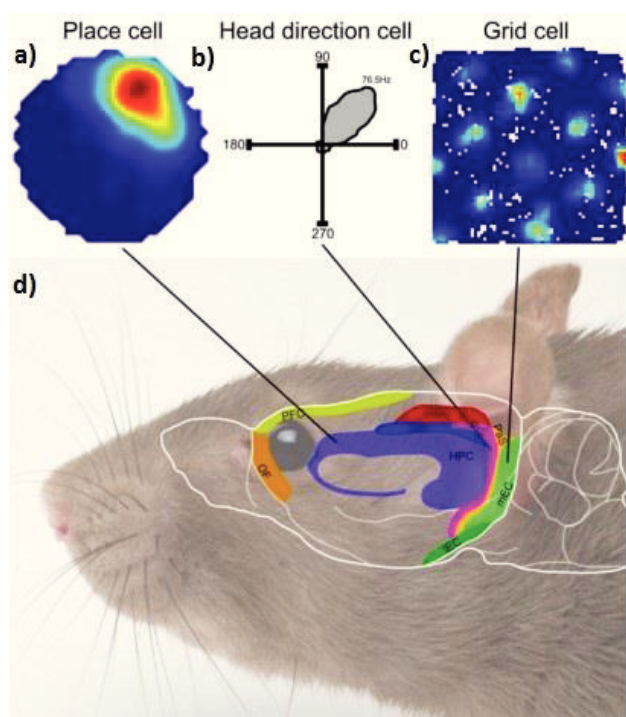


kombinace více vjemů), jsou výsledky v obecné rovině různé a málo předvídatelné, nejčastěji se však hlodavci spoléhají na distální vizuální orientační body (Shapiro et al. 1997).

Schopnost vnímat orientační body však není omezena pouze na hlodavce, potažmo savce. Zajímavé jsou také práce s rybami ze skupiny *Teleostei*. I u nich je, zdá se, prokázána schopnost orientovat se podle vizuálních orientačních bodů (Odling-Smee & Braithwaite 2003). Navíc k orientaci používají také hydrostatický tlak, na jehož změny jsou velmi citlivé – jde o důležitý signál, který je informuje o tom, jak hluboko pod hladinou se nacházejí (Holbrook & de Perera 2011). Ani v této skupině však není jasný vztah či hierarchie mezi jednotlivými vjemy (srovnej Holbrook & Burt de Perera 2011 a Sutherland et al. 2009).

K orientaci mohou také sloužit podněty vnitřní, zejména z vestibulárního aparátu nebo proprioreceptorů (Yoder & Taube 2014). Myš domácí (*Mus musculus*) je například schopná vnímat, pokud je aréna (a tedy i myš s ní) rotovaná, a to bez pomoci jakýchkoliv dalších nápověd a orientačních bodů vně nebo uvnitř arény. Vzápětí je myš schopná tuto rotaci kompenzovat a pokračovat správným směrem (například západně). Myš sedící na horizontální i vertikální ploše je schopna rotaci vnímat stejně dobře (Bardunias & Jander 2000). Křeček zlatý (*Mesocricetus auratus*) je schopný jen na základě vnitřních podnětů úspěšně navigovat v radiálním bludišti (Etienne et al. 1994). Další podněty využitelné k orientaci mohou být kombinovaného rázu, například sklon plochy, po níž se zvíře pohybuje (Moghaddam et al. 1996).

Jakmile jedinec obdrží vstupní informace, začíná proces vytváření kognitivní mapy. V předchozí kapitole jsem zmiňovala, že každá mapa obecně musí obsahovat tři prvky: vlastní obraz prostředí, kompas a měřítko – i u kognitivní mapy jsou tak tyto prvky dalšími třemi nutnými předpoklady. Každý z nich je reprezentován jedním typem buněk: *place cells* (zobrazení prostředí), *head-direction cells* (kompas) a *grid cells* (měřítko, anebo vhodnější analogie – souřadnicová síť).



**Obrázek 2:** a) příklad place field jedné place cell, buňka pálí, pokud se potkan nachází v horní pravé části arény, barevné značení odpovídá teplotním stupňům; b) schéma aktivity jedné HD cell, 0 čenich, 180 týl hlavy, HD cell pálí, pokud je hlava potkana natočená zhruba 45° doleva; c) příklad grid field jedné grid cell, značení jako v a; d) mozek potkana s vyznačením částí zapojených do zpracování prostorové informace: fialově hippocampus, růžově presubiculum, okrově parasubiculum, modře subiculum, zeleně entorhinální kůra, červeně retrosplenální kůra, žlutě prefrontální kůra, oranžově orbitofrontální kůra. Převzato z Grieves & Jeffery 2017.

II. Kódování vlastní pozice v prostoru. Podstata tohoto procesu byla odhalena až v 70. letech 20. století, a to díky objevu tzv. *place cells*. Objevil je John O'Keefe při pokusech na potkanecích v roce 1971. O'Keefe je při prvních experimentech zaznamenal v oblasti CA1 hipokampu jakožto buňky, které vysílaly akční potenciály právě tehdy, když se zvíře ocitlo v konkrétní oblasti arény (O'Keefe & Conway 1978). Dnes se však zdá, že nejvýznamnější populace *place cells* se nachází v oblasti CA3 hipokampu. Protože neurony v této oblasti jsou mezi sebou vysoce propojeny, vzniká komplexní síť umožňující existenci obrovského množství unikátních map s relativně malým počtem zapojených buněk (Jeffery 2007). Více v kapitole 3.5.2. Postupně byly *place cells* objeveny u řady dalších druhů např. netopýr (*Eptesicus fuscus*, Ulanovsky & Moss 2007) nebo makak (*Macaca mulatta*, Rolls et al. 1998). Obdoba *place cells* byla nalezena také u ptáků (Hough & Bingman 2004), jejich vlastnosti se však částečně liší (více v Mayer et al. 2013).

Daná buňka vysílá akční potenciály (anglicky *firing* – pálí), jen pokud se jedinec nachází na určitém místě v daném prostředí a nikoliv jinde (O'Keefe & Nadal 1978). Jakmile se jedinec ocitne v rozdílném prostředí, stejná buňka pálí na jiném místě než v prostředí původním, nebo nepálí vůbec (Alme et al. 2014). Oblast a grafické znázornění toho, kde buňka pálí, označujeme jako *place field* – obrázek 2a. *Place cells* jsou citlivé na řadu vnějších vjemů, mezi nimiž dominují vjemy zrakové (Jeffery 2007). Pokud skokově změníme orientační body v okolí hlodavce, aniž bychom jej reálně přemístili, *place cells* okamžitě změni svůj vzorec pálení. Mírné zpoždění může nastat především v případech, kdy jsou vstupní informace nejednoznačné, nebo pokud existuje konflikt mezi dvěma senzorickými vstupy (Jezek et al. 2011). Systém tedy reaguje na aktuální situaci. Původní vzorec pálení, se aktivuje znovu, jakmile vrátíme orientační body do původního stavu. Můžeme tedy říct, že *place cells* mají paměť (Alme et al. 2014, Marozzi & Jeffery 2012).

III. Kódování směru vlastního pohybu vůči orientačním bodům. U bilaterálně souměrných živočichů určuje směr pohybu orientace hlavy. Neurony, jejichž pálení poskytuje informaci o natočení hlavy vůči kraniokaudální ose těla (u hlodavců), se nazývají *head direction cells* (*HD cells*). Byly objeveny v roce 1984 James Ranckem, jejich detailní popis vznikl ve spolupráci s Taubem (Taubе et al. 1990a, Taube et al. 1990b).

Na rozdíl od *place cells* se nenachází v hipokampu, ale v oblastech přilehlých v aferentním (dostředivém) směru vůči *place cells*, v entorhinální kůře a dalších přilehlých oblastech (Taubе et al. 1990a, Burgess 2008). Pálení jednotlivých *HD cells* není dáno vnějšími podněty, nýbrž vnitřními informacemi z vestibulárního aparátu. Jelikož vestibulární aparát zaznamenává pouze polohu hlavy, také pálení *HD cells* odráží pouze orientaci hlavy, nikoliv celého těla. To je ovšem za normálních okolností dostačující. Jednotlivé *HD cells* pálí tehdy, když je úhel hlavy rovný hodnotě, která jim přísluší – obrázek 2b. Pálit přestávají, pokud se tento úhel od jejich příslušného úhlu příliš vzdálí. Pokud se tedy podíváme na vzorec pálení mnoha buněk jako celku, lze tvrdit, že při otáčení hlavy jeden vzorec přechází plynule v jiný (Taubе et al. 1990a, Taube et al. 1990b).

Zřejmě z důvodu antropocentrického pohledu se nevedla významná diskuze o referenční ose, vůči které *HD cells* zaznamenávají úhlovou odchylku, němou dohodou za ni byla považována kraniokaudální osa. Jeffery a kol. (2015) však poukazuje na to, že to nemusí být vždy pravda. Pro zvířata s povrchovou aktivitou, jako je potkan (i člověk), je to nejvhodnější volba. Ovšem pro zvířata schopná volného pohybu v prostoru (letouni – *Chiroptera*) by byla jakožto referenční osa vhodnější transversální osa spojující uši. Při zvolení této osy totiž nedochází ke zkreslení během klopení (*pitch*) při letu netopýra, protože tato osa při klopení nerotuje (právě kolem ní je rotace provedena), na rozdíl od kraniokaudální osy. U zvířat s povrchovou aktivitou však není klopení příliš časté, častější je klonění (*roll*). Během něj je rotace prováděna právě kolem kraniokaudální osy, která je tak skutečně nejvhodnější referenční osou (Jeffery et al. 2015).

IV. Kódování ušlé vzdálenosti. Poslední z výše zmíněných prvků, který mapě chybí, je měřítko – zasazení do metrického systému. Toto zajišťují Haftingem a kol. (2005) objevené *grid cells*. Nacházejí se v entorhinální kůře, presubiculu a parasubiculu (Grieves & Jeffery 2017). Vzorec pálení jedné každé *grid cell* promítnutý do zkoumaného prostředí připomíná síť šestiúhelníků – místa pomyslných uzlů šestiúhelníkové sítě a jejich grafické znázornění nazýváme *grid field* – obrázek 2c. Vzdálenost mezi místy s nejvyšší frekvencí pálení je konstantní, pro danou buňku typická a nezávislá na vnějším prostředí. Tento vzorec pálení je tedy ve všech prostředích stejný. Přes prostředí je tak přeložena pomyslná síť, ve které mají všechny uzly stejnou vzdálenost od sebe navzájem. Jelikož je tato vzdálenost fixní, umožňuje přeneseně určit vzdálenost mezi dvěma body v prostoru (Hafting et al. 2005, Moser & Moser 2008).

Tyto tři typy buněk (*place cells*, *HD cells*, *grid cells*) jsou základem buněčné kognitivní podstaty prostorové orientace. Nejsou však dostačující ke vzniku „dynamické mapy“ (představme si GPS navigaci), která neustále aktualizuje obraz prostředí vzhledem k poloze jedince. Problém je v konstrukci sítě pomocí *grid cells*. Aby bylo možné vytvořit takovouto síť, je nutné určit, v jakém směru se má nacházet další uzel (tedy místo s nejvyšší frekvencí pálení) a zároveň kdy místa následujícího uzlu jedinec dosáhnul. To se může měnit v závislosti na tom, jak rychle se jedinec pohybuje. Jelikož je vzdálenost mezi vrcholy pálení *grid cells* konstantní i napříč rychlostmi, kterými se jedinec může pohybovat, síť je korelována rychlostí, nikoliv časem (uzly se nevytváří v pravidelném taktu) (Moser & Moser 2008). V posledních letech byly objeveny další typy buněk, které odpovíděly na výše zmíněný problém, nebo zaplnily některé další mezery vzniklé během let.

### **3.3. Další typy buněk uplatňující se v orientaci**

I. *Speed cells* – kódování rychlosti pohybu. Buňky zásadní ke konstrukci sítě z *grid cells* byly objeveny v entorhinální kůře Kropffem a kol. v roce 2015. Informace ve *speed cells* je kódována frekvenčně, přičemž je nezávislá na prostředí. Průměrná frekvence pálení v Hz dobře koreluje s rychlostí živočicha, vztah mezi nimi je lineární. Tato frekvenční informace je v pravidelných časových intervalech (zhruba 50 až 80 ms) předávána *grid cells*, které podle ní dynamicky mění své vlastní pálení, tedy propočítávají pomyslné uzly v síti šestiúhelníků. Přechody mezi frekvencí *speed cells* jako celku jsou

plynulé, pokud zvíře plynule zpomaluje nebo zrychluje. Pokud mění rychlost skokově, frekvence se také mění skokově. Z výše zmíněného vyplývá, že informace ze *speed cells* je předávána *grid cells* s mírným zpožděním, které se nejvíce projeví při zrychlování či zpomalování (Kropff et al. 2015).

Tyto *speed cells* se nacházejí v entorhinální kůře, na jejich pálení reagují pouze *grid cells*. Populace buněk, jež reaguje na rychlost živočicha, byla objevena také v hipokampu (tedy tzv. hipokampální populace *speed cells*). Informace z nich je předávána *place cells*, které však své vlastní pálení podle této informace modulují podstatně méně než *grid cells*. Hipokampální populace *speed cells* má také některé vlastnosti odlišné než populace z entorhinální kůry, například její informace jsou retrospektivního charakteru. Jelikož je pálení *speed cells* (především entorhinální populace) nezávislé na prostředí (včetně podmínek světlo/tma), můžeme předpokládat, že informace, na základě kterých je modulována aktivita *speed cells*, přicházejí aspoň z části z proprioreceptorů a/nebo z vestibulárního aparátu (Kropff et al. 2015).

II. Boundary cells (též border cells) – kódování hranic prostředí. Buňky, které pálí se zvýšenou frekvencí, pokud se jedinec nachází u nějaké hranice (Savelli et al. 2008). Teoreticky byly popsány v práci O'Keefe & Burgess (1996). V přírodě můžeme za hranici považovat například řeku, kraj lesa, pásma keřů nebo konec louky. V laboratorních pokusech jde o stěny experimentálního boxu či různé přepážky. Tyto buňky se nacházejí v entorhinální kůře a dalších přilehlých oblastech (Grieves & Jeffery 2017). *Border cells* patrně hrají důležitou roli v sestavování vzorce pálení *place cells*, neboť *place cells* jsou obzvláště citlivé na změnu hranic. Změna pálení *border cells* může způsobit kompletní změnu vzorce pálení *place cells*, neboli zvíře začne vnímat prostředí jako nové, odlišné od původního (O'Keefe & Burgess 1996).

III. Object cells – kódování umístění objektů v prostoru. Nemusí jít o neurony účastnící se čistě nebo dokonce primárně prostorové orientace. Zde se však zmíním pouze o těch, pro něž to pravděpodobně platí. Jankowski & O'Mara (2015) zaznamenali neurony, které začínají pálit, ihned jakmile zvíře prozkoumá daný předmět. Jejich pálení mizí, jakmile je předmět odstraněn. Pálení však přetrvává ve tmě, nebo pokud je předmět okamžitě nahrazen předmětem jiným – zdá se tedy, že pro pálení neuronů je klíčové umístění předmětu v prostoru, nikoliv jeho tvar, barva apod. Tyto buňky se nacházejí v anteriorním claustru. Podobné vlastnosti vykazují také neurony v laterální entorhinální kůře, na rozdíl od předchozích však nepřestávají pálit, pokud je předmět odstraněn (Tsao et al., 2013). U těchto by se mohlo jednat o projev prostorové paměti (Grieves & Jeffery 2017).

IV. Goal cells – kódování umístění cíle. Hlodavci, stejně jako lidé, se velmi zřídka pohybují bezcílně. Přesto existence neuronů, jejichž pálení je spojeno s cílem a zároveň s prostorem, nebyla dostatečně prokázána. Jako zajímavé pozorování v tomto ohledu však můžeme označit zvýšenou aktivitu populace neuronů v mediální prefrontální kůře, pokud se potkan ocitl na místě, jehož návštěva aktivovala mechanismus odměny, nikoliv však na místě odměny samé (Hok et al. 2005). Tedy například tlačítko, které potkan zmáčkne, je místem, kde je aktivován mechanismus zprostředkující odměnu. Samotná odměna, například čokoláda, se však tímto zmáčknutím zpřístupní na druhém konci arény.

### 3.4. Prostorová paměť a přemapování place cells

Jedinec musí být schopen rozpoznávat určitý vzorec podnětů jako známé prostředí, pokud má být orientace v prostoru efektivní například při homingu (navrácení do nory, pelechu, hnízda apod.) nebo opětovném vyhledávání skrýší s uloženou potravou. Zásadní vlastností *place cells* je, že stejný vzorec pálení, jaký se utvořil prvně, se aktivuje znovu, pokud se zvíře vrátí do stejného (čili *známého*) prostředí: můžeme tedy říct, že *place cells* mají paměť (Alme et al. 2014).

Co lze považovat za známé prostředí? Dle experimentálních dat někdy stačí, je-li prostředí známé jen částečně. Ze čtyř orientačních bodů například stačí rozpoznat jeden – pokud je dostatečně výrazný, k orientaci postačí (Etienne et al. 1994a). Jakmile je přidán či odebrán významný orientační bod, zvíře reaguje změnou chování a schopností účinně se orientovat v prostoru (Cho et al. 2006). Toto se promítá i do *place fields* tzv. přemapováním (anglicky *remapping*) – v takovém případě se mění vzorec pálení, tj. stejná buňka pálí na jiném místě než v prostředí původním, nebo nepálí vůbec (Alme et al. 2014). Není ovšem zcela jasné, kde je přechod mezi známým a novým prostředím a kde ještě hlodavec rozpoznává obě prostředí jako jediné známé, ovšem pozměněné (vzorec pálení se různou mírou liší od původního, není však zcela odlišný). Pozorovaný přechod od vzorce k vzorci totiž není plynulý – jakmile se prostředí změní příliš, vzorec se skokově začne zcela odlišovat (Marozzi & Jeffery 2012).

Některé orientační body může zvíře zcela ignorovat, změna jiných má na vzorec pálení zásadní dopad a vede k přemapování (O'Keefe & Conway 1978; O'Keefe & Speakman 1987). Na změně vzorce pálení se mohou projevit například nová barva (Bostock et al. 1991), tvar (Lever et al. 2002) či dokonce pach experimentálního boxu (Anderson & Jeffery 2003). *Place cells* jsou obzvláště citlivé na změny hranic (v experimentálních podmínkách nejčastěji reprezentované přidáním nové zdi do arén), a na vzdálené orientační body (O'Keefe & Burgess 1996). Je však třeba mít na paměti, že experimenty s manipulací prostředí jsou prováděny tak, že zvíře je stále ve stejné aréně a experimentátor mění uměle a v zásadě tedy skokově (byť v krocích) prostředí kolem zvířete. Absence plynulého přechodu ze vzorce na vzorec je tedy možná artefaktem metodiky experimentu. Otázka, jak by přechod vypadal, kdyby bylo zvířeti umožněno postupně a samovolně přesouvat se z jednoho prostředí do zcela odlišného, není zatím uspokojivě zodpovězena.

Další zásadní otázkou je, jak dlouho zůstávají vzorce pálení v paměti uloženy. Přestože existují experimenty, které perzistenci *place field* testují, nejedná se o hlavní téma těchto prací, proto je interval mezi testováním malý v řádu hodin, maximálně několika málo dnů. (Například Alme et al. 2014: přibližně 6 hodin.) I tato otázka je tak nadále otevřená.

### 3.5. Integrace signálů z jednotlivých typů buněk

#### 3.5.1. Aferentní vedení prostorové informace do hipokampu

Nejprve se zaměřím na tři nejvýraznější typy buněk: *place cells*, *HD cells* a *grid cells*. V jejich případě je nutné si povšimnout, že akční potenciály *HD cells* a *grid cells* jsou nezávislé na okolním prostředí, tedy místně nespecifické. Ani jedny také neleží přímo v hipokampu. Jediný typ buněk, který

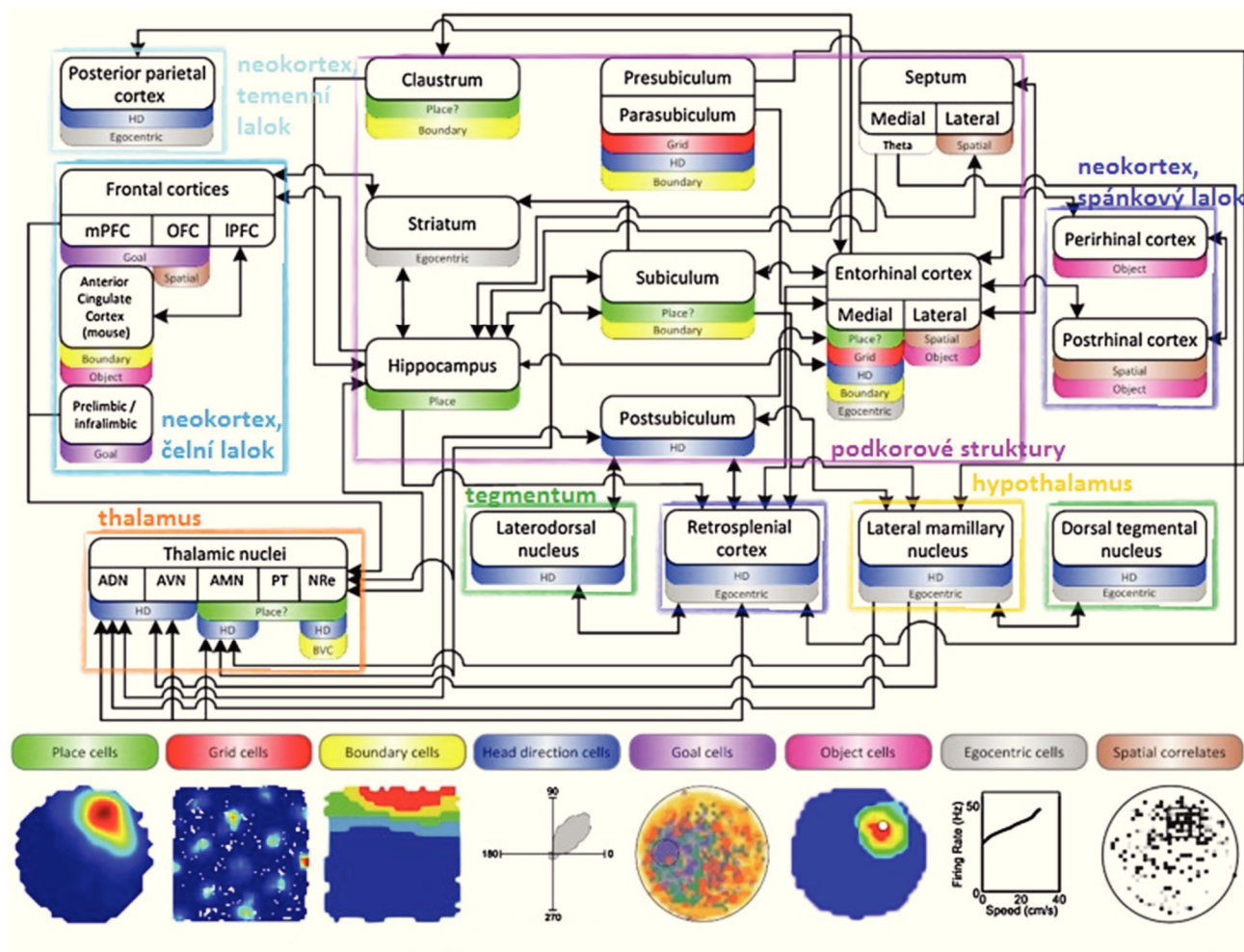
se nachází v hipokampu a jehož vzorec pálení je zároveň místně specifický, jsou *place cells*. Informace z *HD cells* a *grid cells* jsou tedy v nějakém místě integrovány a podle této informace je následně formován vzorec pálení *place cells*, který je pro každý kontext unikátní (Alme aspol. 2014). Toto je podstatou prostorové paměti (Burgess 2008, Marozzi & Jeffery 2012).

Jaké jsou důkazy pro to, že se do pálení *place cells* promítají informace přicházející od ostatních typů buněk? Řada z nich pochází z přemapování, tedy změny vzorce pálení na nový. Takto je shrnuje K. Jeffery (2007):

- a) *Place cells* reagují na změnu velikosti prostoru přemapováním, a to i pokud další parametry prostředí zůstávají nezměněné.
- b) *Place cells* přijmou změnu stimulu, pokud je stávající i nový stimulus ekvivalentní, co se týče svých metrických vlastností. Například pokud je přemístěn orientační bod na opačnou stranu pokusného boxu, *place cells* na to reagují rotací svých *place fields* o 180° - nedochází tedy k přemapování, pouze k rotaci. Rotace *place field* může být založena také pouze na vnitřních podnětech – pokud pomalu otáčíme se zvířetem v naprosté tmě, jeho *place fields* rotují také. Jakmile rozsvítíme, převáží však znova vizuální podnět.
- c) *HD cells* a *grid cells* (a další) se všechny nacházejí aferentně (tedy dostředivě) k *place cells*, a to jak přímo (v případě *grid cells*), nebo nepřímo přes jiné buňky (například *speed cells*, které předávají informace přes *grid cells*).

Již v původní práci oznamující objev *grid cells* je ukázáno, že *grid field* je ochotno rotovat podle změněné pozice orientačního bodu obdobně jako *place field* (Hafting et al. 2005). Z toho můžeme usuzovat, že informace z *HD cells* je předávána nejprve *grid cells*, které podle ní také rotují svá pole pálení. Informace nejméně z těchto typů buněk jsou tedy integrovány již v entorhinální kůře, teprve následně jsou předány hipokampu a *place cells*. Tato část informací tedy specifikuje, kde se dané *place field* vytvoří. (Jeffery 2007).

Jaké jsou vztahy mezi dalšími pěti typy buněk? *Speed cells* předávají své informace *grid cells*, díky nimž je sestavována hexagonální síť pálení (Kropff et al. 2015). *Place cells* mohou reagovat na barvu, zápach anebo tvar orientačního bodu, a dokonce mohou být ovlivněny i cílem, který zvíře sleduje – toto je prokazováno přemapováním *place field*, v případě že je orientační bod v některé z těchto vlastností změněn (Jeffery 2007). Tyto typy signálů však přicházejí pouze do *place cells*, neboť vzorce pálení ostatních typů buněk podle nich nejsou modifikovány. Informace z *border cells*, *object cells*, *goal cells* a *egocentric cells* (reagující na podněty z vnitřního prostředí živočicha) jsou tedy předávány hipokampu, a to buď samostatně anebo přes oblasti, které informace postupně integrují. Na základě studia drah, které vedou z částí mozku podílejících se na zpracování prostorových informací, vzniklo schéma zobrazující interakce mezi těmito jednotlivými částmi mozku (Grieves & Jeffery 2017) – obrázek 3.



**Obrázek 3:** Ilustrativní schéma částí mozku, které se přímo podílejí na zpracování prostorové informace, propojení těchto částí a typů buněk, které se v těchto oblastech mozku nacházejí. mPFC = mediální prefrontální kortex, OFC = orbitofrontální kortex, IPFC = laterální prefrontální kortex, ADN = anterodorzální jádro, AVN = anteroventrální jádro, AMN = anteromediální jádro, PT = parataeniální jádro, NRe = nucleus reunions. Upraveno podle Grieves & Jeffery 2017.

### 3.5.2. Neurony vytvářející výpočetní síť pro kódování poziční informace

Součástí výpočetní sítě jsou interneurony. Interneurony se nacházejí v každé oblasti související se zpracováním prostorové informace a tvoří zde malou populaci mezi ostatními buňkami. Existuje mnoho typů interneuronů, společným znakem jim je neurotransmitter GABA a vysokofrekvenční pálení na první pohled nezávislé na pozici zvířete v prostoru (Grieves & Jeffery 2017). Jejich funkce je zde modulační. Wilent a Nitz (2007) zaznamenali pole pálení některých interneuronů jakožto doplněk k pálení jim příslušné *place cell* (pálení inverzní k pálení *place cell*). To napovídá úzkému vztahu mezi interneurony a *place cells* – pálení interneuronů je zřejmě excitačně či inhibičně provázáno s pálením *place cells*, nenese ale samostatnou informaci o prostoru a prostředí (Grieves & Jeffery 2017).

Hipokampální oblast CA3 nedostává své informace přímo ze sensorických buněk, ale převážně z jiných oblastí hipokampu/hipokampální formace – oblasti GD (gyrus dentatus) (Amaral & Witter 1989). Dále jsou neurony v oblasti CA3 mezi sebou mimořádně bohatě propojeny. Z těchto poznatků vzniklo několik tzv. *attractor modelů* (Marozzi & Jeffery 2012). Jejich základem je myšlenka, že neurony v oblasti CA3 hipokampu mohou sdílet všechny přicházející informace právě díky jejich hustému vzájemnému propojení. Zároveň tak mohou neurony navzájem regulovat reakce ostatních neuronů



na přicházející podněty. Výsledkem těchto interakcí je stabilní stav specifický pro dané prostředí, který vede k ustanovení specifického vzorce pálení všech *place cells* (Marozzi & Jeffery 2012, Jeffery 2007). Tento model dokáže vysvětlit velmi špatnou předvídatelnost toho, zda na změnu orientačních bodů *place field* zareaguje přemapováním či ne – jelikož jde o výsledek interakcí celé sítě neuronů, i malé změny se mnou projevit s velkým důsledkem (Jeffery 2007). Předností modelu je také vysvětlení formace předpokládaných mnoha tisíců unikátních vzorců, které musí v hipokampu vznikat, aby byla zajištěna specifičnost každého nastalého kontextu. Přestože tento předpoklad je ve své plné šíři prakticky netestovatelný, jeho pravdivosti nasvědčuje například experiment Almeho et al., 2014. Ti porovnávali vzorce pálení *place cells* potkanů vzniklých v 11 různých místnostech. Vzorce se od sebe odlišovaly a při opětovném návratu do vybrané místnosti byl obnoven původní vzorec (Alme et al. 2014).

### **3.6. Kódování vertikálního rozměru**

#### **3.6.1. Pozorované rozdíly mezi kódováním vertikální a horizontální dimenze**

Dosud jsem se zabývala pouze tím, jak je v mozku kódována horizontální rovina. Valná většina experimentů minulého století, která zkoumala orientaci savců v prostoru, se totiž zabývala pouze touto horizontální rovinou, což mělo zřejmě dva důvody. (1) Pokusy byly prováděny na potkanech, přičemž tento druh preferuje pohyb po horizontálním povrchu oproti vertikálnímu. (2) Je z praktického hlediska jednodušší, pokud si prostor redukuje na rovinu a zkoumáme orientaci v ní.

Se začátkem nového století se však vertikální dimenze stala důležitým tématem v oblasti prostorové orientace a tato problematika byla zkoumána prostřednictvím neuro-behaviorálních pokusů i pomocí teoretických rozborů. Nejprve bych ráda zmínila tři důležité experimenty z této oblasti. Jejich přínos spočívá v propojení měření aktivity *place cells/grid cells* v komplexním 3D prostředí.

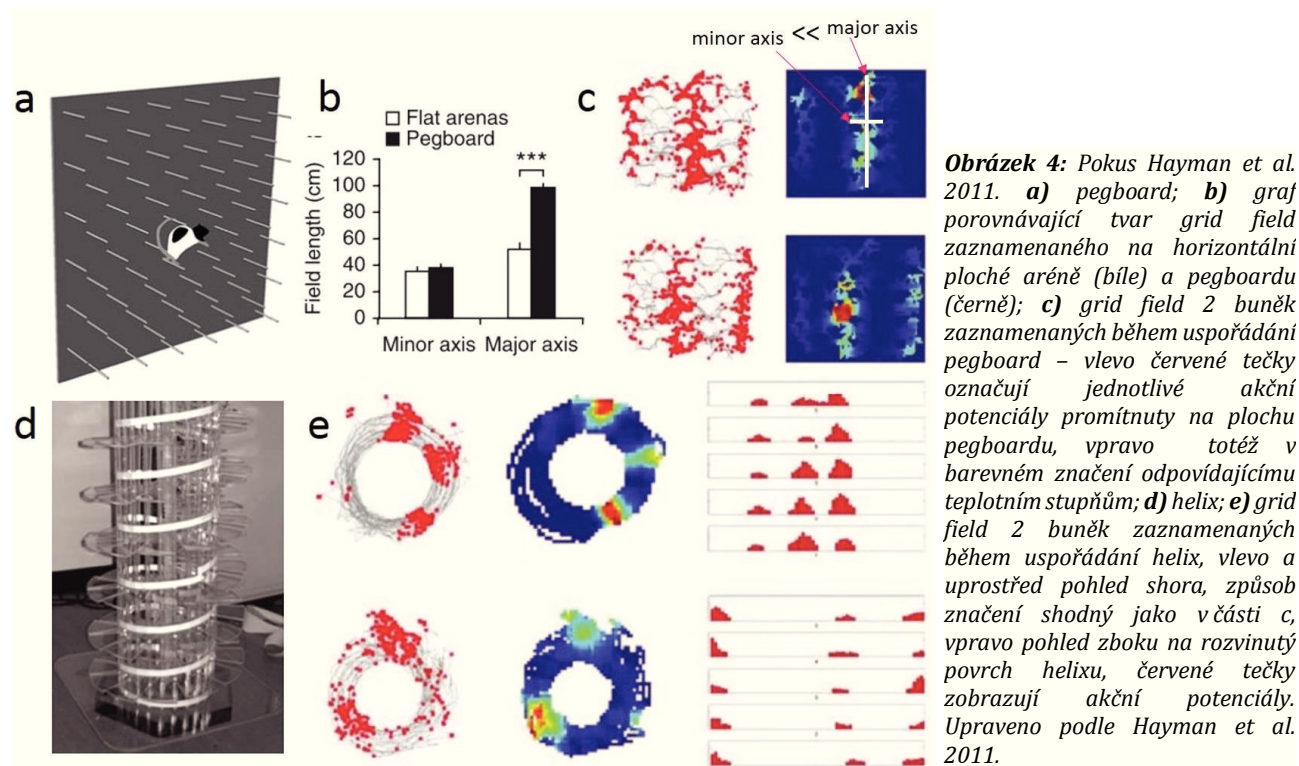
Experiment I: Anisotropic encoding of three-dimensional space by place cells and grid cells, Haymana et al. (2011) V této práci byly monitorovány vybrané *place cells* a *grid cells* při pohybu zvířete na tzv. *pegboard* (kolíkové stěně), obrázek 4a. Poloha těla zvířete zde byla horizontální (nebo téměř horizontální), pouze směr pohybu obsahoval nezanedbatelnou vertikální složku. Jak *place cells*, tak *grid cells* na informace z vertikálního rozměru reagovaly modifikací svého pálení (oproti pálení v běžné horizontální aréně). *Place field* i *grid field* jednotlivých buněk získalo protažený eliptický tvar ve směru obou os oné elipsy – hlavní (tedy výšky) i vedlejší (tedy šířky). Při pokusech v horizontální aréně jsou *place field* i *grid field* kruhového tvaru s přibližně stejně dlouhými osami (šířkou a „hloubkou“). Protažení os však bylo nerovnoměrné – hlavní osa *place field* i *grid field* byla protažena signifikantně více oproti ose vedlejší. Totožné *place cells* pálily na jiných místech při horizontálním versus vertikálním uspořádání. Stejně tak *grid cells*, jejichž „sítě“ pálení byla navíc řidší. Příklady výsledků na obrázku 4b-c.

V druhé části pokusy se potkani pohybovali po helixu, tj. spirálovité konstrukci, obrázek 4d. Výsledky (obrázek 4e) byly srovnatelné s výsledky z *pegboardu*, navíc přibyla další pozorování.



Výsledky z pohybu na špičku helixu versus k patě helixu se nelišily. *Place cells* pálily na určitém místě helixu ve více patrech nad sebou v pomyslném sloupci. Pokud měl helix pět pater, většina *place fields* zasahovala až do pátého patra. Pokud měl helix šest pater, většina *place fields* nyní zasahovala až do šestého patra. V obou případech pak zhruba 80 % *place fields* zasahovalo do dvou nejvyšších pater, naopak do dvou nejnižších zasahovalo do 10 % *place fields*.

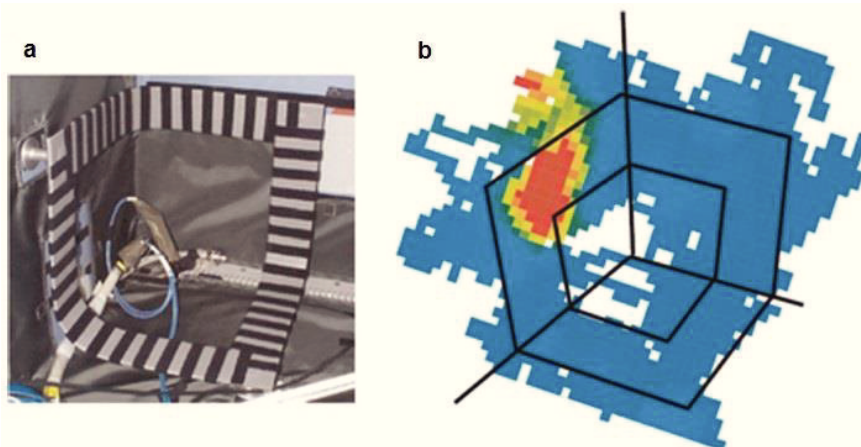
Naposled pozorování týkající se obou částí pokusu. Přestože došlo k protažení hlavní osy u *place fields* i u *grid fields*, podstatně většímu protažení došla hlavní osa *grid fields*. Tato pole pálení typicky zasahovala do všech pater při každém uspořádání – *pegboard*, spirála o 5 úrovních, spirála o 6 úrovních. Z tohoto důvodu již prakticky nelze mluvit o síti uzlů s nejvyšší frekvencí pálení, a tudíž se odometrická (vzdálenost měřící) informace stala ve vertikálním směru velmi nepřesnou.



Experiment II: Three-dimensional spatial selectivity of hippocampal neurons during space flight, Knierim et al. (2000) Tomuto týmu bylo umožněno monitorovat *place fields* 12 a 12 buněk dvou potkanů při letu ve vesmíru, tedy v prostředí s mikrogravitací. Výhodou tohoto prostředí je, že potkan přestává být vázán na horizontální rovinu, aniž by musel vynaložit neúměrně energie. Nevýhodou nepřírozeně fungující vestibulární aparát, kvůli čemuž se dá předpokládat snížená schopnost orientace. Při pokusu byly k dispozici vizuální orientační body.

Experiment byl postaven na paradoxu Escherova schodiště – obrázek 5. Potkani byli na Zemi naučeni obejít obdélníkovou dráhu tak, aby se opět vrátili do výchozí pozice. K tomuto je zapotřebí otočit se čtyřikrát o 90°. Pokud ale obcházíme hrany krychle zevnitř (způsobem kdy přejdeme přesně po dvou hranách každé podstavy), dráha se nám zdá také jako čtverec či obdélník, ovšem k návratu do výchozí pozice se stačí otočit o 90° pouze třikrát. *Place fields*, jež byla zaznamenána, se ovšem nelišila žádnými parametry od *place fields* z pokusů v horizontální aréně – byla rovinná s unikátním prostorovým

vzorcem pálení pro každou *place cell* a s přibližně kruhovým tvarem. Pokus byl v krátkém časovém intervalu zopakován. *Place fields* zůstala stabilní, což je opět ve shodě s terestrickými pozorováními.



**Obrázek 5:** Pokus Knierim et al. 2000. **a)** fotografie experimentálního uspořádání; **b)** příklad *place field* jedné buňky, barevné značení odpovídá teplotním stupňům. Převzato z Knierim et al. 2000.

Experiment III: A role for terrain slope in orienting hippocampal place fields, Jeffery et al. (2006) Tuto práci řadím na třetí místo, neboť jak je z názvu patrné, její hlavní výzkumná otázka byla jiného charakteru, než jakým se zde chci zabývat (tedy o roli svahu jakožto orientačním bodu). Díky snímání aktivity *place cells* během pohybu potkana na nakloněné rovině se sklonem 30° však byly pozorovány jejich příslušná *place fields* – tedy *place fields* potkana při pohybu s významnou vertikální složkou. Tato nevykazovala žádnou deformaci oproti *place fields* pořizovaným v horizontální aréně, což naznačuje použití běžných dvoudimenzionálních *place fields* i v takovémto 3D uspořádání.

### 3.6.2. Navrhované možnosti reprezentace 3D prostoru

Krátce po uveřejnění práce Hayman a kol. 2011 reaguje N. Ulanovsky (2011) krátkou esejí, komentující výsledky této práce z uspořádání *pegboard* a helix. Upozorňuje, že i ve 2D arénách bylo ukázáno, že pokud má aréna repetitivní strukturu, *place fields* tíhnou k prodloužení ve směru opakování – prodloužení tak nemuselo být primárně způsobeno vertikální charakteristikou experimentálního uspořádání, nýbrž jeho repetitivním charakterem. Další a významnější problém pak spatřuje v samotné anizotropii pohybu vzhledem k experimentálnímu uspořádání (pohyb ve vertikálním směru ovšem s horizontálně orientovaným tělem). Anizotropní pohyb podle něj může vést k anizotropnímu kódování. Izotropní pohyb v otevřeném 3D prostoru je vlastní netopýrům a kaloňům v letu, u nichž předpokládá izotropní *place fields* i *grid fields* kulovitěho tvaru. Tento předpoklad byl následně potvrzen jeho vlastním týmem (Yartsev & Ulanovsky 2013 – *Rousettus aegyptiacus*).

Znamená to tedy, že při pokusu Haymana a kol. (2011) došlo k zásadní metodické chybě? K. Jeffery v dalších letech pokračovala v této diskuzi. Teoreticky formulovala čtyři možná schémata pro zachycení třídimeznionálního světa, která se liší ve způsobu, jak je kódována vertikální dimenze (Jeffery et. al. 2013). Ilustruje je obrázek 6.

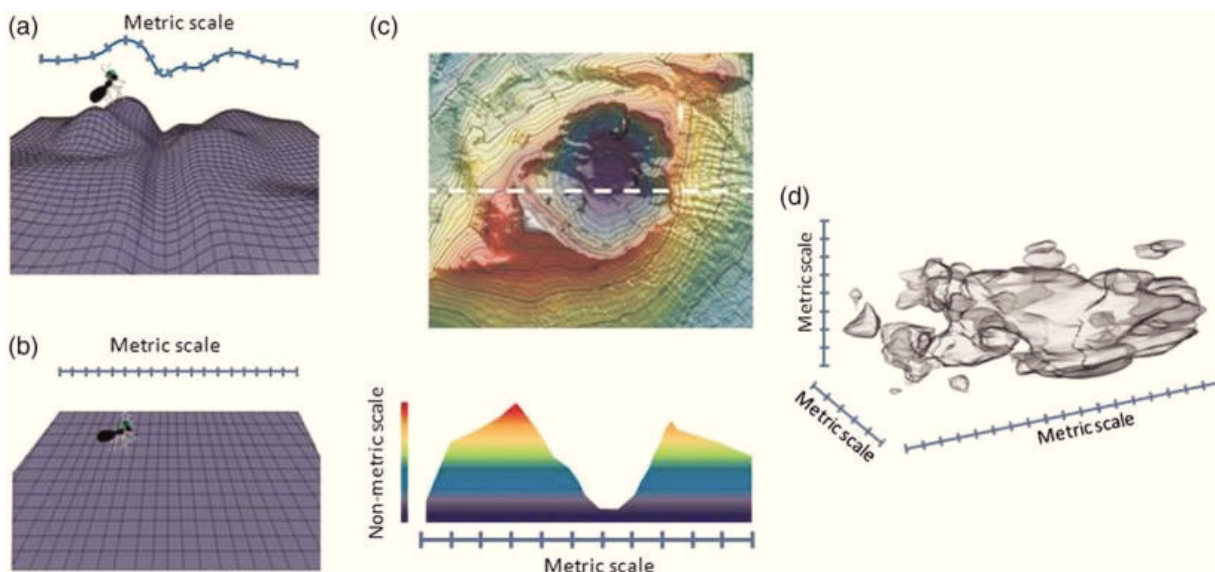
a) První možností je rovinná mapa. Pomyslná síť pálení *grid cells* je přeložena přes povrch a kopíruje terén. Takováto mapa neobsahuje žádnou informaci o pozici ve vertikálním směru, neboť mapa je

v každém bodě vzhledem ke svému bezprostřednímu okolí rovinná. Pro daný bod tedy mapa nenesení informaci, zda se bod nachází v údolí nebo na kopci, protože referenční rámec je tvořen pouze oním bodem a jeho bezprostředním okolím. Je nasnadě, že tento způsob je nevyhovující. Tuto možnost ilustruje obrázek 6a.

b) Další typ se nazývá extrahovanou rovinnou mapou. Jako referenční rámec není použito bezprostřední okolí dané pozice, nýbrž horizontální rovina procházející nejnižším bodem prostředí. Na této rovině je pak položena pomyslná síť pátí *grid cells*, jejíž uzly se trigonometricky dopočítávají z úhlu sklonu povrchu v daném bodě, sklon je tedy nutné precizně určit. Tuto možnost ilustruje obrázek 6b.

c) Bicoded map definuje jako mapu, kdy je metricky kódována pouze horizontální rovina, vertikální osa je kódována jiným, nikoliv metrickým způsobem. Na obrázku 6c je ke kódování použita barva. Přesný sklon zde není nutno znát, zároveň je však obsažena informace, v jaké výšce vzhledem k okolí se bod nachází. Tuto možnost ilustruje obrázek 6c.

d) Čtvrtým typem je plně prostorová mapa, ve které jsou všechny tři dimenze kódovány stejným, metrickým způsobem. Referenčním rámcem je celý okolní prostor a tento referenční rámec je stálý. Tento typ je nejpřesnější, ovšem výpočetně náročný. Tuto možnost ilustruje obrázek 6d.



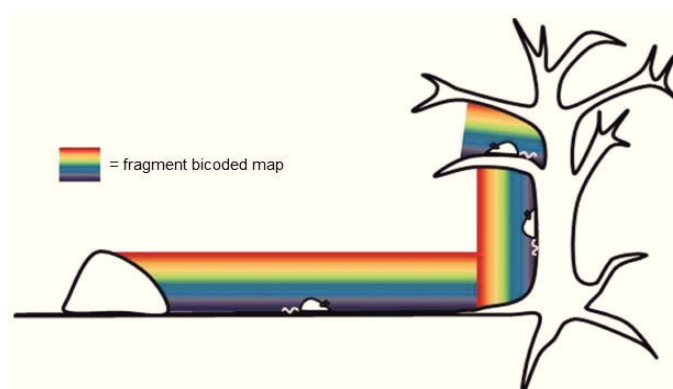
**Obrázek 6:** Možné reprezentace prostoru podle Jeffery et al. 20013. **a)** rovinná mapa; **b)** extrahovaná rovinná mapa; **c)** bicoded map; **d)** plně prostorová mapa. Převzato z Jeffery et al. 2013.

Plně prostorová mapa se podle dosavadních poznatků může formovat u letounů (Geva-Sagiv et al. 2015). Naopak u hlodavců (potkana) se zdá, že všechny tři osy prostoru nejsou kódovány se stejnou precizností, což vylučuje schéma prostorové mapy (Jeffery et al. 2013). Na druhou stranu však je nepochybné, že informace o vertikální dimenzi je aspoň částečně přítomná (Hayman et al. 2011), což vylučuje první popsané schéma. Jeffery se ve svém článku přiklání ke schématu bicoded map s drobnou změnou: metricky je kódována pouze rovina, v níž se zvíře pohybuje (tedy rovnoběžná s horizontální rovinou živočicha), osa na ni kolmá je kódována jiným způsobem. Jako tento způsob navrhuje získávání informací z kontextu prostředí. Pro ryby by dobrou nápovědou byl například hydrostatický tlak (Holbrook & Burt de Perera 2011). Pro terestrická zvířata pak vizuální odhad sklonu svahu, vertikální

charakteristiky obzoru či výšky středně vzdálených orientačních bodů (Jeffery et al. 2013). V době publikace této práce podporovaly tuto teorii dva pokusy, jež ukázaly, že *HD cells* považují za referenční rovinu pro své pálení rovinu pohybu, která je plynule aktualizována, pokud tuto zvíře rovinu změní, (Stackman et al. 2000, Taube et al. 2013) a dále v předchozí sekci popsany pokus Haymana a kol. (2011). Od této doby přibýly práce, které teorii v jejím základu taktéž podporují, například Hayman a kol. 2015 ukazující dvojdimenzionální strukturu *grid field* při pohybu po svahu.

Bicoded map, přestože není nejpřesnější variantou, se zdá dostatečná pro živočichy vázané na povrchy. Širší reprezentace členité krajiny vzniká spojením fragmentárních bicoded map z různých rovin pohybu do pomyslné mozaiky provázané díky informacím z vestibulárního aparátu a vizuálním orientačním bodům prostředí (Jeffery et al. 2013). Mozaikový model představuje obrázek 7. Tendence vztahovat pálení neuronů k rovině se ukázala také v mikrogravitaci (Knierim et al. 2000). Důvod, proč se na povrch vázaní živočichové „spokojili“ s méně precizní reprezentací prostoru vidí Jeffery v řadě problémů, které provázejí plně prostorovou mapu reprezentující prostředí. Na některé z nich se soustřeďuje v další ze svých prací – Jeffery a kol. 2015. Více kapitoly 3.6.3. a 3.6.4.

Mozaikový model ve své původní formulaci (Jeffery et al. 2013) by ovšem také vedl k nepřesnostem v určování směru. Pokud by jako referenční osa pro sledování pozice ve vertikální dimenzi byla brána pouze dorsoventrální osa, docházelo by k nepřesnostem v určování směru na prudkých svazích, přičemž míra nepřesnosti by odvisela od sklonu svahu, nikoliv však lineárně (tedy snadno předvídatelně). Další problém by nastával při přechodu mezi různě orientovanými nehorizontálními povrchy (modelově obcházení krychle po jejích svislých stranách), podrobněji viz Wilson a kol. (2016b). Tyto problémy se odstraní, pokud do mozaikového modelu zahrneme také korekci referenčního rámce podle rotace dorzoventrální osy zvířete kolem vertikální osy definované gravitací. Experimentální data získaná Wilsonem, Pagem a Jeffery jsou v souladu s hodnotami predikovanými na základě toho rozšířeného mozaikového modelu (Wilson et al. 2016b).



**Obrázek 7:** Mozaikový model. Převzato z Jeffery et al. 2013.

Naopak trojce autorů (Finkelstein, Las, Ulanovsky) zaměřující se ve svých experimentech převážně na letouny správně upozorňuje na neopodstatněný předpoklad v konceptu *bicoded map*. To, že je u potkanů vertikální dimenze kódována méně přesně než horizontální, ještě neznamená, že není kódována metricky (Finkelstein et al. 2016).



Nyní již mohu odpovědět na první výzkumnou otázku. *Liší se mentální reprezentace horizontální a vertikální dimenze?* Podle současných poznatků můžeme říci, že u některých druhů se mentální reprezentace vertikální a horizontální dimenze liší. Při uspořádání typu *pegboard* či helix dochází k nestejnocenné citlivosti vůči vertikální versus horizontální dimenzi, obzvláště zkreslená je pak odometrická (vzdálenost měřící) část informace z vertikální dimenze (Hayman et al. 2011). Při uspořádání typu svah se ovšem zdá být vertikální dimenze reprezentována obdobně jako horizontální (kapitola 3.6.4., Hayman et al. 2015). Zda se však jedná o nedostatek systému utvářející mentální obraz prostředí či efektivní adaptaci vzniklou v důsledku povrchového způsobu života není jasné, protože chybějí data od hlodavčích druhů, které by více využívaly komplexní 3D prostor. S jistotou však můžeme říci, že tento systém neutváří ekvivalentní reprezentaci všech třech dimenzí ve všech situacích.

### 3.6.3. Problémy při formování plně prostorové mapy – HD cells

Plně prostorová mapa je sice teoreticky nej přesnější, je však výpočetně náročná. U potkanů byla nadto prokázána citlivost *HD cells* pouze k rotaci typu bočení (*yaw*), což představuje závažný problém při formování plně prostorové mapy (Jeffery et al. 2015). Plně prostorová mapa totiž předpokládá, že referenční rámec bude vždy stejný, nezávislý na konkrétních vlastnostech prostředí. Jeffery předpokládá, že modelem pro reprezentaci souřadnic v 3D prostoru je koule a uvádí dva problémy, původem z teoretické matematiky, na které *HD cells* (citlivé pouze na bočení!) „narazí“ při vytváření reprezentace 3D prostoru (Jeffery et al. 2015). Tyto problémy nelze „vyřešit“, lze je pouze „obejít“.

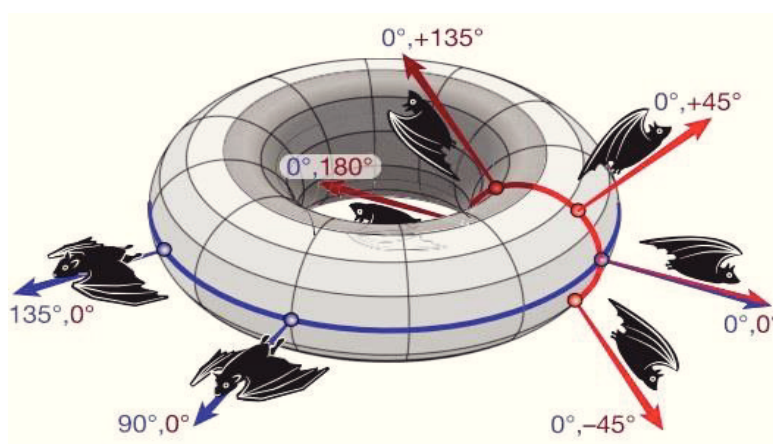
(1) *Berry-Hannayho úhel* je vysvětlován na příkladu s glóblem: začneme s tužkou na severním pólu, hrotem směřující k rovníku. Po jednom z poledníků sjedeme s tužkou až k rovníku. Tužkou kolmou k rovníku posouváme podél něj k dalšímu poledníku, po němž opět vyjedeme na severní pól. Zjistíme, že hrot tužky už nekopíruje linii původního poledníku, přestože nedošlo k rotaci. Přesněji řečeno zde nedošlo k rotaci typu *yaw* – bočení, tedy právě k té rotaci, na kterou pouze jsou *HD cells* citlivé. (2) *The Hairy ball theorem* říká, že pokud útvar typu koule pokryjeme souvislým vektorovým polem, pak existuje alespoň jedno místo, kde je vektor roven nule, v matematice nazvané singularita. Představme si, že se nacházíme dva metry od severního pólu. Půjdeme na sever a přesně v bodě severního pólu (tedy singularity) najednou půjdeme na jih, aniž bychom přitom reálně změnily směr chůze. Tento příklad přesně ilustruje problém, kterému by *HD cells* čelily – aktivita dané *HD cell* by najednou musela „přeskočit“ na aktivitu *HD cell* kódující přesně opačnou orientaci.

*Berry-Hannayho úhel* je podobný paradoxu paradoxu Escherova schodiště z experimentu II. kapitoly 3.6.1. Potkani ale byli schopni se s tímto problémem vypořádat, pravděpodobně díky přítomnosti vizuálních nápověd (Knierim et al. 2000, Jeffery et al. 2015). Naproti tomu druhý problém nastane snadno i na Zemi, pokud se zvíře otočí zády dolů a břichem nahoru. Tohoto výsledku lze dosáhnout dvěma typy rotací: kloněním (*roll*), kdy čenich zvířete směřuje stále stejným směrem jako původně, a klopením (*pitch*), kdy čenich zvířete směřuje směrem opačným. U zvířat, pro něž je kraniokaudální osa referenční osou, vůči které *HD cells* určují odchylku, představuje inverzní pozice dosažená klopením situaci průchodu singularitou – *HD cells*, které původně pálily na jih, by najednou

musely pálit na sever. Jelikož nelze vytvořit systém, kde by k nějaké singularitě nedocházelo, řešením je „ukrýt“ ji do takové aktivity, kterou u daného druhu můžeme jen málokdy pozorovat (Jeffery et al. 2015). Vskutku přimět potkana, aby se dostal do inverzní pozice klopením, je obtížné a potkan je za těchto okolností dezorientovaný, což je možná způsobeno právě tím, že *HD cells* nejsou za těchto okolností schopny ukazovat správný směr (Calton & Taube 2005, Jeffery et al. 2015).

Oba problémy lze tedy při tvorbě plně prostorové mapy „obejít“. *Berry-Hannayho úhel* lze „obejít“ korekcí na základě vizuálních nápověd (experiment Knierim et al. 2000). *The Hairy ball theorem* lze „obejít“ kombinací vhodné referenční osy *HD cells* a omezení chování, při kterém k problému dochází. Tyto problémy však stále existují, za určitých okolností k nim bude docházet a budou způsobovat nepřesnosti v plně prostorové reprezentaci prostoru. V principu je tedy plně prostorová reprezentace u hlodavců možná, Jeffery však zastává názor, že není potřebná a vzhledem ke zmiňovaným komplikacím ani příliš výhodná (Jeffery et al. 2015).

Alternativně Finkelstein a kol. (2015) navrhuji jiný model: model toroidního kódování souřadnic *HD cells* (*toroidal model of head-direction coding*), obrázek 8. Pro reprezentaci souřadnic 3D prostoru tedy nenavrhují kouli, nýbrž toroid. Výhodou je, že nejde o těleso, pro něž by platil *the Hairy ball theorem* – neexistuje moment, kdy by zvíře mohlo v tomto systému procházet singularitou. *HD cells* kaloně v inverzní pozici opravdu ukazují správný směr – k průchodu singularitou tedy zřejmě nedošlo (Finkelstein et al. 2015). Nutným předpokladem pro bezchybnou funkci tohoto systému je však existence *HD cells* citlivých na rotaci typu klopení (*pitch*). Finkelstein a kol. (2015) skutečně u kaloně našli buňky reagující na každý typ rotace, na všechny dvojce rotací i na všechny tři rotace prováděné současně (při lezení). V letu byly pozorovány *HD cells* reagující na rotace typu bočení a klopení (*yaw* a *pitch*) a také na současnou rotaci těchto dvou typů, tedy dvě pro letouny nejtypičtější (Finkelstein et al. 2015). Toto naznačuje, že reprezentace 3D prostředí plně prostorovou mapou je u této skupiny možná.



**Obrázek 8:** Toroidní reprezentace prostoru jakožto výsledek součinnosti více typů *HD cells* tak, jak je navrhuje Finkelstein et al. 2015. Modře rotace typu bočení (*yaw*), červeně rotace typu klopení (*pitch*). Převzato z Finkelstein et al. 2015.

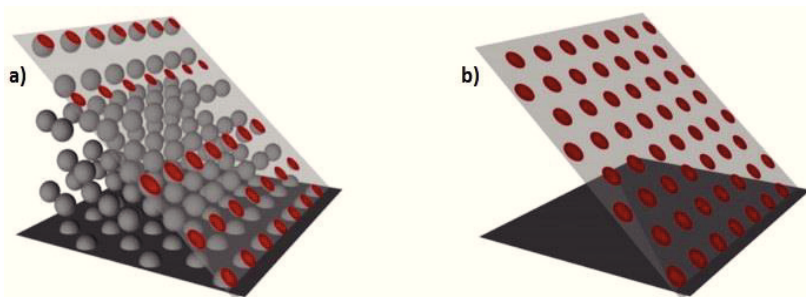
Finkelstein a kol. (2015) našli *HD cells* citlivé na jiné typy rotací než bočení (*yaw*) v presubiculu. Presubiculum hlodavců však nebylo v tomto ohledu zkoumané (Finkelstein et al. 2016). Nemůžeme tedy zatím prohlásit, že buňky citlivé na klopení (*pitch*) u potkanů nejsou, a nemůžeme tak ani vyloučit formaci plně prostorové mapy na základě toroidního modelu u hlodavců. Přes chybějící důkaz (a naopak prokázanou neschopnost potkanů navigovat hlavou dolů) se Finkelstein a kol. (2016) přiklání

k názoru, že i u hlodavců je formována plně prostorová mapa. Neschopnost navigovat v inverzní pozici vysvětlují ontogenezi laboratorních potkanů – více v kapitole 4.1.

#### 3.6.4. Problémy při formování plně prostorové mapy – grid cells

Další komplikací při formování plně prostorové mapy je síť/mřížka uzlů, kterou musí *grid cells* vytvářet. Vzhledem k neměnnému referenčnímu rámci, který plně prostorová mapa vyžaduje, je nutné, aby uzlíky byly co nejhustěji a v pravidelných vzdálenostech od sebe. Tím se zajistí přesnost a efektivita získávané vzdálenostní informace. Takováto uspořádání uzlíků existují dvě: *HCP* (hexagonální struktura s nejtěsnějším uspořádáním) a *FCC* (kubická struktura s nejtěsnějším uspořádáním) (Soubusta 2012, p. 7-19). Pokud by se živočich pohyboval po rovině, pak bychom zachytili pouze spodní patro takovéto 3D mřížky a pozorovali tak pravidelnou hexagonální strukturu. Pokud by se však pohyboval po svahu, pozorovaná struktura by představovala řez jedním z uspořádání v úhlu odpovídajícím sklonu svahu, obrázek 9a (Hayman et al. 2015). Takový řez by ve všech případech kromě specifických úhlů vedl ke snížení počtu i hustoty uzlů v *grid fields* a také k deformaci hexagonální struktury pozorované při pohybu po horizontální ploše (obrázek 9a). Pokud by však jako referenční rámec byl brán takový povrch, který je kolmý na dorzoventrální osu živočicha, pak by struktura *grid fields* na rovině a na svahu neměla být odlišná (obrázek 9b). Právě tuto problematiku testuje ve svém experimentu Hayman a kol. (2015). Pokusná aréna se skládala z metr dlouhé plochy, která plynule přecházela do metr dlouhého svahu se sklonem 40°. Výsledkem tohoto experimentu je obrázek 9b, tedy dvojdimenzionální síť uzlů *grid cells*. Experiment tedy podporuje mozaikový model K. Jeffery popsany v podkapitole 3.6.2.

Je zajímavé si všimnout, že v tomto případě netkví výhoda 2D reprezentace pouze v menší výpočetní náročnosti oproti modelu plně prostorovému. Pro živočichy s převážně povrchovou aktivitou je takovéto formování *grid fields* výhodnější, neboť zajišťuje vyšší hustotu uzlů mřížky i jejich pravidelnou vzájemnou vzdálenost (Hayman et al. 2015).



**Obrázek 9:** a) šedě prostorové *grid field*, červeně plošné *grid field* vzniklé jako důsledek řezu prostorového *grid field* rovinou svahu; b) plošné *grid field* vzniklé na povrchu roviny svahu. Převzato z Hayman et al. 2015.

Nyní již mohu odpovědět na druhou výzkumnou otázku. *Existují rozdíly v mentální reprezentaci vertikální dimenze mezi jednotlivými druhy?* Výše předestřené problémy při kódování plně prostorové mapy poukazují na to, že pro druhy s převážně povrchovou aktivitou by takováto mapa mohla být nadbytečná, a dokonce způsobovat obtíže minimálně vzhledem k velkým nárokům jak na šíři spektra senzorických buněk, tak na síť výpočetních buněk. Tyto druhy teoreticky mohou vertikální dimenzi kódovat odlišně od druhů se schopností pohybovat se volně v 3D prostoru, konkrétně od letounů, důkazy jsou však nedostačující. Mozaikový model říká, že zvířata s povrchovou aktivitou používají ve vertikálním směru méně citlivé, nikoliv metrické měřítko. Naopak v horizontálních směrech je dobře

dokumentováno použití přesného metrického měřítka. Další možností je, že všechny dimenze jsou kódovány metricky, vertikální ovšem méně přesně. Letouni naopak prokazují schopnost získávání a zpracování dobré odometrické informace ve všech třech dimenzích. Tato schopnost je podle současných znalostí umožněna díky jejich kulovitým *place fields* a *grid fields* a *HD cells* citlivým na klopení (*pitch*, někdy tedy též *pitch cells*) i další rotace.

### **3.7. Plasticita kognitivní mapy – diskuze**

#### **3.7.1. Role učení**

Jaké další mechanismy se mohou uplatňovat při tvorbě mentální reprezentace prostoru pomocí popisovaných typů neuronů? A existují i takové mechanismy, které mohou modifikovat kognitivní mapu, ale zároveň se v systému místně citlivých neuronů nemohou odrazit? Zdá se, že ano. Tento mechanismus zde budu nazývat učením. Budu tedy diskutovat pouze učení, které se nepromítne se do pálení *place cells*. Existuje i mnoho dalších typů učení, o kterých však nemáme důvod domnívat se, že nemohou být zachyceny systémem místně citlivých neuronů. O takových zde však hovořit nebudu.

V tomto ohledu provedli mimořádně zajímavý experiment Aflalo & Graziano (2008). Pokusné osoby pracovaly na počítači, jehož program neposkytoval než prosté stěny chodeb, kterými pomyslně procházely. Jejich úkolem bylo projít chodbou na opačný konec a následně ukázat, z jakého směru přišly, chodba přitom obsahovala přesně tři pravoúhlé zatačky. Ve 2D prostoru tedy mohly osoby pokračovat doleva a doprava, nebo dopředu a dozadu. V 3D prostoru přibyla možnost pokračovat nahoru a dolů. Prostředí ovšem simulovalo i 4D prostor, jehož čtvrtou osu autoři pracovně označili jako „teplotní osa“ a směry v ní jako „chladný“ a „teplý“. Jde ovšem pouze o pracovní názvy, tato osa byla rovnocenná předchozím třem, které běžně známe, a prostředí programu bylo sestaveno na základě složitého matematického popisu, aby bylo co nejvěrnější. Aby bylo řešení osob co nejpřesnější, potřebovaly trénink. S další přidanou dimenzí, byl trénink delší, ovšem po dostatečném množství pokusů, jejichž součástí byla vždy zpětná vazba (tedy byl ukázán správný směr a úhel, o jaký se osoba ve svém odhadu zmýlila), byly výsledky ve všech třech prostředích srovnatelné a prokazovaly, že se osoba v daných prostředích dokázala orientovat.

Jaký byl vlastně princip experimentu? V zásadě šlo o experiment, kdy pokusná osoba hledala zkratku. Ta je důkaz vzhledu do prostoru, jež jedince obklopuje, a schopnosti efektivně reagovat na změny v tomto prostředí, tedy důkaz kognitivní mapy (Tolman et al. 1946, reprint 1992). Pokusné osoby tedy byly schopny po určité praxi prokázat schopnost orientovat se ve 4D prostředí – prokázaly, že se u nich vytvořila kognitivní mapa. Není ale možné, aby *place field* nabylo nějakého čtyřdimenzionálního tvaru. 4D prostředí nemohlo být podchyceno 4D *map-like* hipokampální reprezentací prostoru, ta může být maximálně 3D. Autory bylo také vyloučeno, že testované osoby měly se 4D prostředím předchozí zkušenost. Na základě tohoto příkladu tak můžeme předpokládat, že k reprezentaci 3D prostředí by mohla být dostačující i 2D *map-like* reprezentace prostoru v kombinaci s prezentovaným učením. (Autoři jej nějak nenazývají ani jej dále nediskutují.) Dle mých znalostí tak jde o jediný praktický důkaz toho, že zvířeti může k popisu vícedimenzionálního prostředí stačit



reprezentace minimálně o jednu dimenzi chudší, aniž by tak ztratilo schopnosti čerpající z kognitivní mapy, tedy plánování cesty a flexibilní reakce na změnu podmínek.

Tohoto učení by se mohl účastnit gyrus dentatus, a to z několika důvodů. Je velmi aktivní při exploraci nového prostředí a podílí se na procesech epizodické paměti (Saab et al. 2009). Jeho léze má za následek ztrátu schopnosti rozpoznávat prostředí jako známé, všechna prostředí jsou vnímána jako nová (Xavier & Costa 2009). Jde o oblast mozku, v níž je prokázána vysoká úroveň tvorby nových neuronů i u dospělých potkanů (Cameron & McKay 2001). Procesy epizodické paměti, prostorové orientace a možná i některých typů učení tak všechny sídlí v hipokampu, a i na jeho podrobnější anatomii jsou místě propojeny. Zdá se mi tak, že mohou být propojeny i funkčně a není vhodné je od sebe striktně oddělovat. Ostatně fráze *place cells vykazují paměť* je dnes běžně užívaná. Přesto však učení, které se prokázalo při výše zmíněném pokusu Aflalo & Graziano (2008), ještě nebylo konfrontováno se systémy podílejícími se na tvorbě kognitivní mapy popsány v podkapitolách 3.2. až 3.6. Takovéto otázka by mohla znít například takto: Do jaké míry se zvíře při formaci *place fields* spoléhá na předchozí zkušenosti s prostorem a do jaké míry se řídí pálením ostatních neuronů popisovaných v kapitolách 3.2. a 3.3.?

### 3.7.2. Role ekologie

Podívejme se nyní na plasticitu spojenou s ekologií živočicha. Letouni jsou schopni pohybovat se v libovolném směru ve volném 3D prostoru, potkani jsou naproti tomu vázáni na povrchy, v tomto smyslu jde tedy o dva extrémy prostorových strategií. Letouni jsou beze sporu schopni lepších a komplexnějších výkonů v orientaci v 3D prostoru než potkani – to můžeme pozorovat nepřímo skrz chování živočicha v přirozeném prostředí i přímo například na pozorovaném spektru citlivosti *HD cells* (Finkelstein et al. 2015). Tento rozdíl může být způsoben odlišnou evoluční historií nebo rozdílnými zkušenostmi získávanými během života anebo rozdílnými nároky, které se pojí k navigaci po površích vs. ve volném 3D prostoru (Jeffery et al. 2015). Jsou tedy potkani oproti letounům v nevýhodě? Potkani jakožto povrchová zvířata mají přeci jen menší přirozené nároky na orientaci ve srovnání s letouny. Ve srovnání s nimi si tak také vystačí s méně precizním kódováním 3D prostoru např. podle mozaikového modelu, ba při povrchovém způsobu života pro ně dokonce tento způsob kódování prostředí skýtá i jisté výhody (kapitola 3.6.4.). Zdá se, že jde spíše o princip úspornosti. Kognitivní mapa pro daný druh je sestavována tak, aby byla co nejúspornější a vystačila si s co nejnižším možným počtem buněk a rozsahem jejich aktivity, aniž by došlo k zásadnímu snížení orientačních schopností zvířete.

Otázkou však zůstává, zda je současný stav orientačního systému primární nebo sekundární z hlediska evoluce, či dokonce primární nebo sekundární z hlediska ontogeneze. Podívejme se na Hairy ball theorem: mělo umístění singularity „do klopení“ (*pitch*) za následek, že daní živočichové tak byli tlačeni k ekologii, jež by tuto rotaci vyžadovala co nejméně? Nebo byla důvodem umístění singularity již rozvinutá ekologie s minimem klopení a následný proces tuto ekologii pouze dále posílil (Jeffery et al. 2015)? A co potkani, jež by od narození žili v prostředí 3D mřížky, která by jim umožnila pohybovat se libovolným směrem. Byla by jejich schopnost orientace podobnější té, kterou pozorujeme u letounů?

Našli bychom pak například i takové *HD cells*, které by reagovaly i na jiné rotace než jen bočení (*yaw*) (Jeffery et al. 2013)? Na tyto otázky stále neznáme odpověď.

Nyní již mohu odpovědět na třetí výzkumnou otázku. *Souvisejí rozdíly v mentální reprezentaci vertikální dimenze mezi jednotlivými druhy s ekologií daných druhů?* Je lákavé říci, že rozdíly mezi mentální reprezentací vertikální dimenze potkana a letounů jsou dány jejich rozdílným pohybem ve 3D prostoru – pohybem po povrchích či pohybem volným. Je však nutné si uvědomit, že v současné době víme alespoň nějaké informace o mentální reprezentaci prostoru pouze u potkanů, kaloňů a některých primátů (mezi nimi i u člověka). Jde tedy o savce lišící se v řadě aspektů a nelze proto momentálně rozhodnout, čím je zapříčiněna jejich rozdílná reprezentace prostoru. Srovnávací neurobiologické studie, které se přímo zaměřují na zmíněný problém, neexistují. Různé skupiny autorů mají v tomto ohledu rozdílné názory podpořené stejně hodnotnými, nicméně odvozenými argumenty. Jako vodítko by nám však mohly posloužit studie behaviorální.

## 4. Orientace v prostoru z hlediska etologie

### 4.1. Propojení chování a neurobiologické reprezentace prostředí

Jaké máme důkazy, že chování a neurobiologická reprezentace prostředí jsou propojeny a ovlivňuje jedno druhé či se ovlivňují navzájem? K teoretickému propojení chování a neurobiologické reprezentace prostředí zásadním způsobem došlo již v roce 1946, potažmo 1948 a to Tolmanovým konceptem kognitivní mapy (Tolman 1948). Kognitivní mapa byla původně navržena jako alternativa k *stimulus-responce* konceptu (Tolman 1948). Dnes se koncept kognitivní mapy obvykle klade do kontrastu s jiným kognitivním procesem: sice naučení se *dané trajektorie* (zapamatování si přesné cesty), a to obvykle podle vzdálených vizuálních orientačních bodů (Valerio et al. 2010). Přestože v některých experimentálních uspořádáních může zvíře podobného úspěchu dosáhnout oběma postupy (kognitivní mapa vs. memorizace cesty), pouze pokud si zvíře vytvoří *map-like* reprezentaci prostředí může reagovat flexibilně, pokud nastane v uspořádání experimentu změna (Valerio et al. 2010). V takovém případě vykazují tato zvířata značně lepší výsledky oproti zvířatům, která si zapamatovala *pouze cestu*, nezapamatovala si však *pozici cíle* (Stringer et al. 2005).

Jednoduchý behaviorální pokus nám tak může ukázat, zda vůbec dochází k *vytvoření* reprezentace prostoru souborem buněk hipokampu (*place cells*) a přilehlých oblastí tak, jak jsem popsala v kapitole 3. Pokud k formování takové reprezentace nedochází, dává nám to důvod domnívat se, že některé z klíčových buněk pro reprezentaci prostoru neposkytují dostatečný signál *place cells*.

Valerio a kol. (2010) provedli pokus s běžnými laboratorními potkany. V sérii experimentů bylo úkolem potkanů navigovat hlavou dolů (tedy v inverzní pozici). Přestože potkani byli schopni najít správnou cestu po několika dnech tréninku, následně se ukázalo, že potkani si zapamatovali trajektorii, kterou dosáhnou cíle nikoliv však pozici cíle samého. Jakmile byl totiž startovní bod potkanů přemístěn, nebyli už schopni najít cíl. Autoři experimentu si spojují tyto výsledky s předchozí studií Calton & Taube (2005). Ti zaznamenávali *HD cells* potkanů v inverzní pozici a zjistili, že jejich signál je značně nepřesný

a nespolehlivý. Neschopnost potkanů vytvořit si flexibilní reprezentaci prostředí je tedy podle Valeria a kol. (2010) spojená právě s nespolehlivým signálem z *HD cells*, přestože směr kauzality není jasný. Valerio a kol. (2010) však sami signál z *HD cells* během pokusu nezaznamenávali.

Finkelstein a kol. (2016) jdou ještě dále a navrhuji, že nespolehlivost signálu *HD cells* a neschopnost potkana vytvořit flexibilní reprezentaci prostředí mohou být způsobeny nedostatkem zkušeností s požadovaným chováním (tedy navigací hlavou dolů) během ontogeneze. Pokusnými zvířaty totiž byli běžní laboratorní potkani narozeni a chováni v klecích, které jim neumožňují šplhat hlavou dolů. Myši naproti tomu přirozeně vykazují takovéto chování, Finkelstein a kol. (2016) tedy předpokládají, že u myši by mohlo dojít k ním navrhovanému modelu toroidního kódování souřadnic *HD cells* (kapitola 3.6.3.) a tak i schopnosti plné orientace v 3D prostoru. Neschopnost orientovat se dobře v prostředí, pokud je potkan hlavou dolů, může být tedy dle nich způsobena nedostatkem zkušeností s tímto chováním. Uvádějí, že ontogeneze daného živočicha může ovlivnit výslednou neurobiologickou reprezentaci prostoru a chování v prostoru. Ontogeneze přitom navazuje na fylogenezi, dále se však tyto predispozice rozvíjejí na základě zkušenosti s 3D prostředím. Jinak řečeno hranici mezi různými typy reprezentace prostředí podle nich tvoří taxony (kaloň vs. potkan), ale životní zkušenosti jedinců s 3D prostředím. Je přirozené předpokládat, že nějaký vliv fylogeneze se uplatňuje, na jaké kladistické úrovni však fylogeneze taxony striktně odděluje, autoři nediskutují.

## **4.2. Pohyb v 3D prostoru**

Finkelstein a kol. (2016) dále uvádějí, že pohyb v 3D prostoru je v principu vždy anizotropní, a to pro všechny druhy. Anizotropním je míněno nestejnocenný ve všech směrech. Kaloň egyptský (*Rousettus aegyptiacus*) například denně běžně uletí vzdálenost 15 až 25 km při cestě za potravou, stěží ale létá ve vyšších výškách než 650 m nad povrchem (Tsoar et al. 2011). Principiálně obdobné hodnoty bychom získali u naprosté většiny suchozemských zvířat – přestože jsou schopna pohybovat se ve všech směrech, schopnost pohybu v horizontálních směrech obvykle mnohonásobně převyšuje schopnost pohybu ve vertikálním směru. U výše zmíněného kaloně jsou například hodnoty v poměru zhruba 1:30 (Tsoar et al. 2011). Je evidentní, že u většiny zvířat vázaných na povrchy bude tento poměr ještě více vychýlený ve prospěch horizontálních směrů.

Můžeme tedy čekat izotropní reprezentaci prostředí, když samo prostředí (vymežíme-li ho behaviorálně jako oblast, kde se zvíře může přirozeně nacházet) je vysoce anizotropní? Přesněji řečeno můžeme předpokládat, že vertikální dimenze bude reprezentována se stejnou precizností jako horizontální? Finkelstein a kol. (2016) zastávají názor, že tomu tak nebude dokonce ani u zvířat se schopností volného pohybu v 3D prostoru. Prostor, ve kterém se živočichové pohybují, nazývají s nadsázkou 2,5D prostor. Pokud je prostředí anizotropní, dochází také k jeho anizotropnímu kódování. Pokud je izotropní, dochází k jeho izotropnímu kódování (srovnej Hayman et al. 2011 a Haymen et al. 2015; Finkelstein et al. 2016). Přestože však nemusí docházet ke stejnocenné reprezentaci horizontálních a vertikální dimenze, neznamená to, že vertikální dimenze nemůže být kódována metricky. Její měřítko pouze nemusí být stejně přesné jako u horizontálních dimenzí. Existují tedy

nějaké behaviorální experimenty, které by podpořily anizotropii behaviorálního prostoru u hlodavců? Jinak řečeno podpořily myšlenku, že prostor je hlodavci využíván nerovnoměrně? Existují. Jejich popis a diskuze následuje v kapitolách 4.3. a 4.4.

### **4.3. Vybrané behaviorální experimenty**

V této kapitole bych ráda prezentovala několik čistě behaviorálních experimentů, které všechny zkoumají, jak zavedení vertikálního rozměru nebo komplexního 3D prostředí ovlivní chování pokusných zvířat. Problematické je, že design každého experimentu je jiný. Většinou se liší aparát použitý k experimentu i úkol, který má zvíře vyřešit. V některých pokusech figurují laboratorní potkani, v jiných laboratorní myši. Všechny tyto faktory komplikují srovnávání těchto pokusů navzájem nebo sumarizaci jejich výsledků. Přesto jsem se pokusila experimenty rozdělit do podkapitol podle typu pokusného aparátu. Dle mého názoru jde o nejzajímavější experimenty s nekomplexnějším 3D designem, a tedy i potenciálem prozradit toho co nejvíce o orientaci hlodavců v 3D prostoru.

#### **4.3.1. Variace na téma radiální bludiště**

Radiální bludiště je často užívaný experimentální design pro testování prostorové paměti, tedy schopnosti zapamatovat si pozici odměny či pozici již navštíveného místa (Zoladek & Roberts 1978, Etienne et al. 1994). Poprvé bylo použito v práci Oltona & Samuelsona (1978). Jejich výchozí jednoduchý designe modifikovaly dva autorské týmy tak, že jej významně obohatily o vertikální aspekt. Jedná se o následující experimenty.

Experiment I: The influence of spatial irregularity upon radial-maze performance in the rat, Grobéty & Schenk (1992a). V tomto experimentu byly srovnávány výkony tří skupin potkanů na třech typech osmiramenných radiálních bludišť. První bylo klasické Oltonovo bludiště, druhé bludiště s rozdílnými horizontálními úhly mezi rameny (horizontální nepravidelnost) a třetí s rozdílným sklonem (stoupáním) ramene (vertikální nepravidelnost). Ve druhém bludišti varírovaly úhly (odstupy) mezi rameny od 14° do 90°. Ve třetím byl sklon ramene oproti horizontále 0° až 25°. Žádný úhel se v daném bludišti neopakoval. Na konci každého ramene byla umístěna odměna.

Nejprve zvířata volně prozkoumávala svá bludiště. Zvíře skončilo svůj pokus, jakmile vysbíralo odměny ze všech ramen bludiště. Byl zaznamenáván celkový počet chyb, tedy navrácení se do již navštíveného ramene. Test „4–8“ se sestával ze dvou částí. Nejprve byla čtyři z osmi ramen uzavřena. Potkan následně hledal odměny ve čtyřech otevřených ramenech. Jakmile všechny vysbíral, byl na minutu umístěn do uzavřeného boxu. Během té doby byla všechna ramena v bludišti znova otevřena. Potkan následně hledal zbylé odměny. Byl zaznamenáván celkový počet chyb, tedy navrácení se do již navštíveného ramene (dohromady v první i druhé části pokusu). Test „4–8“ s rotací byl proveden pouze na klasickém bludišti a bludišti se stoupajícími rameny. Protokol byl obdobný jako u předchozího, pouze v době, kdy byl potkan přechodně v boxu, bludiště bylo rotováno. Návnady pak byly umístěny tak, aby se nacházely v cílových chodbách podle interních nebo naopak externích orientačních bodů. Pro interní orientační body byl referenční rámec aréna. Takovými body byl pach a případně sklon ramen. Pro

externí orientační body byl referenční rámec místnost. Takovými body byl nábytek a dekorace rozmístěné po místnosti.

Výsledky experimentů byly tyto: (1) Při volném zkoumání bludiště prokázaly všechny 3 skupiny signifikantní pokrok (méně chyb) s narůstajícím množstvím pokusů. Většího počtu chyb se dopustila skupina na bludišti s horizontální nepravidelností oproti zbývajícím dvěma skupinám, mezi nimiž nebyl rozdíl. (2) V testu „4–8“ opět ukázaly všechny tři skupiny pokrok s narůstajícím počtem pokusů, nicméně skupina na bludišti s horizontální nepravidelností nedosáhla ani po 18 pokusech požadované přesnosti (maximálně 1 chyba v posledních třech kolech). Naopak na bludišti s vertikální nepravidelností dosáhla skupina požadované přesnosti signifikantně rychleji než skupina na klasickém bludišti. (3) V testu „4–8“ s rotací dosáhly obě skupiny v obou případech srovnatelného počtu chyb. Sklon svahu jako extra nápověda tedy neměl vliv na úspěšnost potkanů. Menší počet chyb zde byl zaznamenán v případech, kdy byly podpořeny externí orientační body oproti případům, kdy byly podpořeny interní orientační body.

Autoři shrnují výsledek experimentu takto. Přidání vertikální nepravidelnosti do bludiště nemělo na výkon potkanů žádný negativní efekt, naopak v testu „4–8“ se ukázalo jako nápověda, kterou jsou potkani schopni využít ke zlepšení svého výkonu. Avšak v testu „4–8“ s rotací se obdobný jev neopakoval. Je možné, že příčinou byl příliš malý rozdíl mezi sklony jednotlivých ramen (průměrný rozdíl asi 3°). Naopak přidání horizontální nepravidelnosti mělo za následek výrazně horší výsledky oproti klasickému bludišti. Tento rozdíl přetrval, i když byl dále pokus zjednodušen a obsahoval předtrénink. Autoři spekulují, že za tento jev mohla tendence potkanů prozkoumat směry, kde ještě nebyli, a neochota zabochovat do příliš ostrého úhlu. Obě tato chování vedla k vynechání sousedního ramene, pokud bylo příliš „blízko“. Za touto strategií mohla být snaha poznat co nejrychleji co největší část dostupného prostředí.

Experiment II: Spatial learning by mice in three dimensions, Wilson a kol. (2015). V tomto pokuse byly laboratorní myši testovány ve třech uspořádáních: v klasickém radiálním bludišti s 13 rameny, v šestiúhelníkovém bludišti s 12 rameny a v trojdimenzionálním bludišti typu ježek (obrázek 10a-c). V šestiúhelníkovém bludišti mířilo 6 ramen od rohů do středu šestiúhelníku a 6 ramen od rohů vně šestiúhelníku. Bludiště typu ježek jsem takto nazvala podle jeho podoby s „ježkem“ z hlavolamu ježek v kleci. Mělo 14 ramen.

První experiment testoval pracovní paměť. Do každého z ramen byla umístěna odměna. Bylo zaznamenáváno, v jakém pořadí myš navštívuje ramena a kolik udělá chyb tím, že se navrátí do již navštíveného ramena (chyba a), nebo tím, že některé rameno nenavštíví vůbec (chyba b). K vysbírání odměn měly myši maximálně 15 minut. Pokus byl opakován tak dlouho, dokud se v posledních třech pokusech neustálil počet chyb, minimálně však sedmkrát. Návštěvy ramen byly vyjádřeny a analyzovány podle k nim příslušné pravděpodobnosti jejich navštívení. U bludiště typu ježek byly navíc porovnávány pohyby napříč a uvnitř jednotlivých polokoulí (horní a dolní).

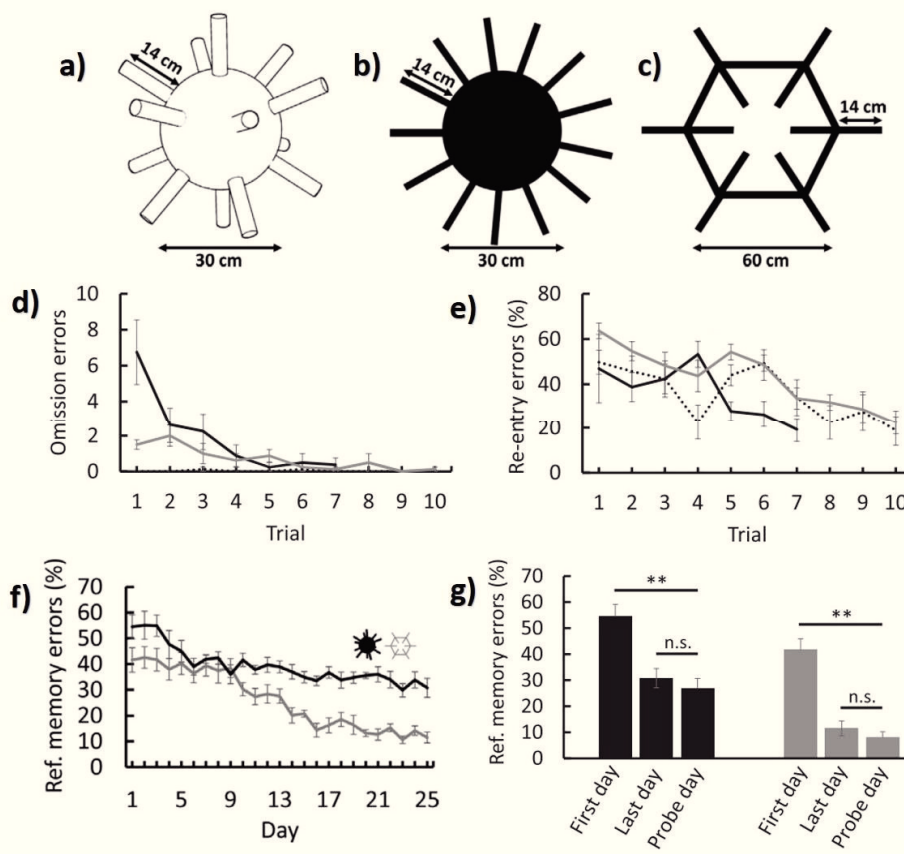
Druhý experiment testoval typ dlouhodobé paměti, v textu označované jako tzv. referenční paměť (*reference memory*). Tento experiment byl proveden pouze s šestiúhelníkovým a 3D bludištěm typu ježek. Odměna byla dána vždy do 6 ramen stále stejných pro jednotlivé myši. Následovalo celkem 50 kol pokusu, během nichž si myš měla zapamatovat umístění odměn. Každý den byla provedena 2 kola s odstupem dvou hodin. Po 25 dnech tréninku byl 26. den proveden závěrečný testovací pokus. Po celou dobu byly sledovány stejné prvky jako v předchozím pokusu. Navíc přibyla chyba v podobě navštívení ramene, kde není (ani nebyla) odměna (chyba c). Tato chyba tedy reflektovala efektivitu uložení prostorové informace do dlouhodobé paměti. K vysbírání odměn měly myši maximálně 5 minut.

Výsledky experimentů byly tyto: (1) Ve všech uspořádáních ukázaly myši schopnost dobré pracovní i dlouhodobé paměti a významný pokrok v podobě poklesu chyb a zkrácení času potřebného k sesbírání odměn. (2) V prvním experimentu byl prokázán signifikantní rozdíl v počtu chyb typu b (vynechané rameno) mezi klasickým bludištěm a ježkem – v klasickém bludišti se myši dopouštěly méně takovýchto chyb. Mezi ostatními dvojicemi bludišť nebyl rozdíl, stejně jako nebyl rozdíl mezi bludišti v počtu chyb typu a (opětovně navštívené rameno). (3) Při pohybu v klasickém bludišti ukázaly myši silnou tendenci navštívit jako další preferenčně sousední rameno. Ve zbylých dvou bludištích byla takováto jednoduchá strategie málo používaná. (4) V bludišti typu ježek nebyl při testu pracovní paměti prokázán rozdíl mezi preferencí pohybů horizontálních nebo vertikálních, tedy pohybů v rámci jedné polokoule nebo napříč polokoulemi. (6) Při testování dlouhodobé paměti dosahovaly na konci tréninku myši v šestiúhelníkovém bludišti signifikantně lepších výsledků v chybách a, b i c. Příklady výsledků jsou na obrázku 10d-f.

Autoři studie z diskuze vyřazují klasické radiální bludiště kvůli výrazné tendenci myši postupovat mechanicky dokola sousední rameno po sousedním rameni. Pokud přijmeme tento krok, pak v prvním experimentu (tedy testu pracovní paměti) nebyl žádný rozdíl mezi uspořádáními. Naopak ve druhém experimentu obě skupiny sice ukázaly srovnatelný pokrok, výsledky skupiny v šestiúhelníkovém bludišti však byly signifikantně lepší. Jako problematické se tedy dle autorů ukázalo vytvoření, uchování nebo použití dlouhodobé paměťové stopy v trojdimenzionálním uspořádání v porovnání s ekvivalentně komplexním dvojdimenzionálním uspořádáním. Jako vysvětlení tohoto jevu navrhuji dvě příčiny. První je ve fyzické obtížnosti pohybu ve všech třech dimenzích oproti horizontální rovině. Druhá je v obtížnějším kognitivním zpracování komplexního 3D prostoru.

Z navrhovaných možností reprezentace 3D prostoru (kapitola 3.6.2.) autoři vylučují rovinnou reprezentaci. Z dobrých výkonů v obou experimentech je totiž patrné, že myši vytvářejí takovou reprezentaci, která zahrnuje informaci i o vertikální dimenzi. Formace plně prostorové mapy je možná, podle autorů však méně pravděpodobná, kvůli rozdílu v úloze testující dlouhodobou paměť. V tom totiž myši dosahovaly signifikantně více chyb všech typů v trojdimenzionálním uspořádání. Pokud by byl prostor reprezentován plně prostorovou mapou, výkony ve 2D i 3D uspořádání by měly být srovnatelné. Je však možné, že tento rozdíl byl zapříčiněn pouze tím, že plně prostorová mapa byla komplexnější, a tedy i náročnější na vytvoření či na použití než mapa reprezentující planární šestiúhelníkové bludiště.

Autoři se však přiklání ke třetí verzi – bludiště typu ježek je reprezentováno dvěma planárními mapami, jednou pro horní a jednou pro dolní polokouli. Pro myš je problematické „přepínat“ mezi těmito mapami, když se pohybuje z dolní polokoule do horní a naopak. Tento problém se výrazně projevuje spíše při ukládání takovéto mapy než při jejím vytvoření a okamžitém použití, na což ukazuje dobrý výsledek v testu pracovní paměti, ovšem horší v testu dlouhodobé paměti. Je však otázka, proč se myš nepohybuje mezi polokoulemi tak málo, jak je možné. Pravděpodobně by tak dosáhla lepších výsledků a rychleji vysbírala všechny odměny. Odpovědí by mohla být snaha myši o co nejrychlejší a nejdůkladnější exploraci prostředí.



#### 4.3.2. Variace na téma trojdimenzionální kubické bludiště

Následující dva experimenty představují pravděpodobně nejkomplexnější prostorová uspořádání, ve kterých byli potkani testováni. Pomyslným vrcholem obou z nich je bludiště tvaru krychle. Tato kubická bludiště jsou zcela homogenní a umožňují potkanům volný pohyb ve všech směrech. Také díky tomu je možné výsledky z následujících dvou experimentů dobře srovnat.

Experiment III: Special-learning in three dimensional maze, Grobéty & Schenk (1992b). Experiment zahrnoval čtyři různá uspořádání. Nejprve byla sestavena aparatura o rozměrech 120 x 120 x 10 cm (šířka, hloubka, výška). Aparatura byla sestavena pomocí deseticentimetrových trámečků, žádná ze stěn tedy nebyla jednolitá. Potkani měli za úkol pohybovat se v tomto bludišti vevnitř, nicméně šlo o uspořádání planární a potažmo tedy dvojdimenzionální. Během experimentu bylo bludiště položeno třemi různými způsoby: vodorovně, kolmo a šikmo s odklonem 45° vzhledem

k horizontále. Čtvrtým uspořádáním pak bylo krychlové bludiště o rozměrech 80 x 80 x 80 cm, opět sestaveno z trámečků. Čítalo teda osm pater i osm sloupců v obou směrech.

Nejprve byli potkani testováni v planárním uspořádání – 3 skupiny potkanů, každá v jedné ze tří z možných pozic bludiště. Odměna byla umístěna na křížení trámečků se souřadnicemi [4; 4] (šířka a hloubka), celkem tedy mohla být umístěna na čtyři různá místa. Pro jednotlivé potkany však bylo umístění odměny stálé napříč pokusy. Naopak nebyla stálá startovní pozice potkana – každý potkan startoval aspoň jedenkrát ze čtyř možných startovacích pozic, tj. ze středu každé ze stran bludiště. Test v kubickém bludišti byl obdobný. Umístění odměny odpovídalo souřadnicím [3; 3; 3], odměna tedy mohla být umístěna na osmi místech. Pro jednotlivé potkany však byla odměna umístěna fixně, naopak potkani mohli postupně startovat ze středu každé z šesti stěn bludiště. Ve všech případech byla sledována trajektorie potkanů v jednotlivých uspořádáních a rychlost (měřena v čase na pokus), s jakou naleznou odměnu. V průběhu byla u všech čtyř experimentů zařazena také dvě kola, při nichž nebyla přítomná odměna. Jejich pohyb byl v těchto kolech zaznamenáván po dobu 10 minut. Alternativní startovní pozice představují test formace kognitivní mapy. Schopnost potkanů najít cíl z různých výchozích bodů značí její vznik.

Výstupem experimentů byla tato pozorování: (1) Během prvních tří dnů (tj. 12 pokusů) se potkani pohybovali ve vertikálním uspořádání po způsobu chůze po schodech, teprve později začali šplhat nahoru a dolů přímo. (2) Potkani ve vertikálním uspořádání byli v první polovině pokusů méně aktivní než potkani ve zbylých dvou uspořádáních. Potkani v kubickém bludišti byli během prvních čtyř pokusů dezorientovaní, necelá polovina jich nedokázala najít odměnu do 10 minut (délka každého kola). (3) Všechny tři skupiny planárního uspořádání prokázaly schopnost najít odměnu rychleji s narůstajícím počtem pokusů, skupina s vertikálním uspořádáním však potřebovala signifikantně více času než zbylé dvě. (4) Trajektorie při hledání odměny byla ve všech případech signifikantně delší než nejkratší možná trajektorie. Trajektorie potkanů ve vertikálním uspořádání však navíc byla signifikantně delší i ve srovnání s trajektoriemi zbylých dvou planárních uspořádání. Trajektorie potkanů v kubickém bludišti byla mezi těmito dvěma skupinami. (5) Ve vertikálním i kubickém uspořádání bylo zaznamenáno signifikantně více horizontálních pohybů než vertikálních. (6) Během kol bez přítomnosti odměny bylo nejvíce času stráveno prohledáváním oblasti s obvyklou lokací odměny, následovaly horizontálně přilehlé čtverce, dále vertikálně přilehlé čtverce, protilehlé čtverce a okraje bludiště. Toto pozorování se vztahuje k vertikálnímu i nakloněnému uspořádání. (7) Během dvou kol bez přítomnosti odměny v kubickém bludišti ukázali potkani opačné tendence – během prvního kola nejvíce času trávili v okolí cílového čtverce a k němu horizontálně přilehlých čtverců, během druhého nicméně v okolí cílového čtverce a k němu vertikálně přilehlých čtverců.

Autoři studie interpretují tyto výsledky jako tendenci potkanů přikládat víc váhy vertikální dimenzi oproti horizontálnímu a snahu vyřešit vertikální pohyby nejdřív. Jelikož je vertikální osa spjatá s vektorem gravitačního zrychlení, pohyb podél ní je energeticky náročnější než pohyb podél horizontálních os. U potkanů se díky tomu tedy může vytvořit priorita pro vertikální dimenzi – je



výhodnější, naučit se vertikální souřadnici jako první, jelikož následně už stačí hledat pouze v horizontální rovině. To dle autorů snižuje celkové energetické výdaje a v případě kubického bludiště také zjednodušuje orientaci: problém je vyřešen dvěma kroky, nejprve je identifikováno správné patro a následně je tak prohledávána pouze rovina. Tato strategie odpovídá pozorování během experimentu.

Dalším závěrem je, že nejsnadněji se potkani orientovali v nakloněném bludišti (ze tří planárních bludišť). V horizontálním uspořádání se ukázala jako problematická kola bez přítomnosti odměny – v těch měli potkani zřejmě problém identifikovat místo odměny, neboť se v jeho okolí pohybovali signifikantně méně než ve zbylých dvou uspořádáních. Ve vertikálním uspořádání se naopak pravděpodobně projevila energetická náročnost úkolu – sklon potkanů preferovat horizontální pohyby, chodit po vrstvách či po způsobu schodů všechny vedly k tomu, že potkani potřebovali více času k nalezení odměny, přestože v kolech bez přítomnosti odměny ukázali, že vědí, kde by se odměna měla nacházet.

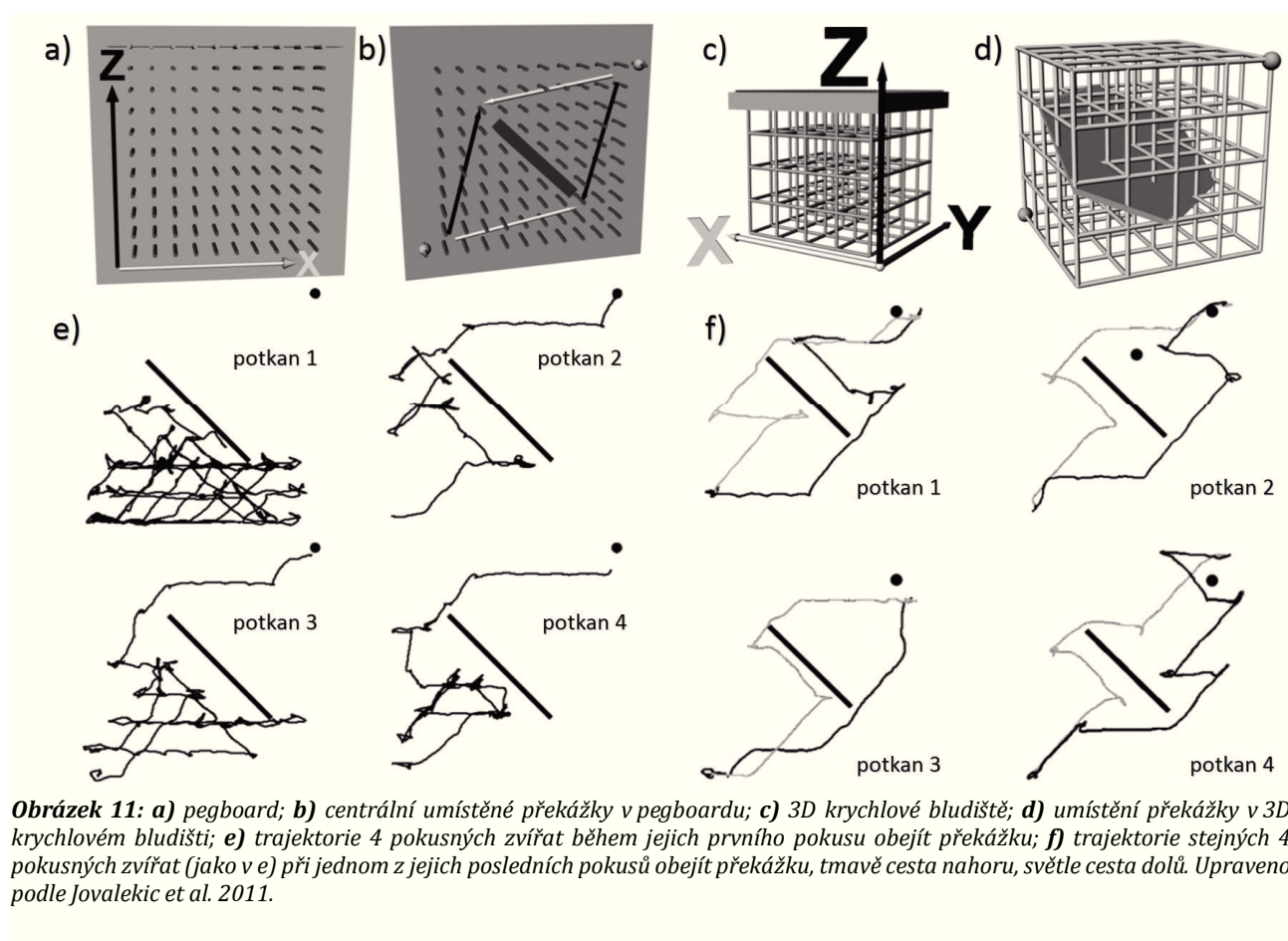
Je však důležité podotknout, že ve všech čtyřech uspořádáních měli potkani tendenci vykukovat z bludiště a dívat se tak na něj zvnějšku. Je oprávněné předpokládat, že tato strategie byla obzvláště užitečná při horizontálním a nakloněném uspořádání, protože ze kteréhokoliv místa mohli potkani vidět celé bludiště, pokud vystrčili hlavu nahoru nad konstrukci. Opravdu v těchto dvou uspořádáních bylo toto chování často pozorováno. Při kubickém uspořádání pak toto vykukování do stran umožnilo určit potkanům pozici vzhledem k externím orientačním bodům – pohled skrz řadu trámečků totiž byl nepřehledný a obtížný. Potkani opravdu během prvních sekund vykazovali tendenci pobíhat skrz celé patro, na němž začínali, a dívat se zvnějšku z různých stran na konstrukci. Tato tendence byla obzvláště silná, pokud potkani začínali na spodních patrech krychle. Je pravděpodobné, že všechna tato vykukování se na výsledku experimentu projevila, není však bohužel jasné do jaké míry.

Experiment IV: Horizontal biases in rats' use of three-dimensional space, Jovalekic a kol. (2011). Experiment byl sestaven do designu 2 x 2: dva různé úkoly ve dvou různých experimentálních zařízeních, tedy celkem 4 části pokusu. Experimentální zařízení jsou na obrázku 11a-d. Prvním experimentálním zařízením byl *pegboard* se 100 kolíky obdobné konstrukce jako v pokusu Hayman a kol. 2011 (kapitola 3.6.1.). Druhým experimentálním zařízením bylo 3D krychlové bludiště 50 x 50 x 50 cm. Kolíky v *pegboardu* byly pravidelně rozmístěny na ploše tvaru čtverce o hraně 100 cm, krychlové bludiště bylo mřížkovou konstrukcí z trámečků obdobnou jako v předchozím pokusu. Všechny kolíky (trámečky) byly umístěny v pravidelných mezerách od sebe, a to ve všech testovaných osách.

Na obou zařízeních byl nejprve zaznamenáván volný pohyb potkanů. Následovala část, kdy se potkani učili procházet co nejprímější cestou mezi protilehlými rohy zařízení (na obrázcích 11b a 11d zobrazeny puntíky), tedy procházet po diagonále. Poté byla do zařízení umístěna překážka tak, jak to ukazují obrázky 11b a 11d. Bylo sledováno, jakým způsobem potkani procházeli okolo překážky ze startovního bodu do cíle a zpět. Tento úkol byl několikrát opakován. Ukázka výsledků je na obrázku 11e (první pokus) a 11f (pozdní pokus). Překážka na *pegboardu* se poté posunula po diagonále o něco

nahoru/dolů a úkol byl zopakován. Přidání překážky představuje test formace kognitivní mapy. Schopnost potkanů překážku obejít a najít cíl značí její vznik.

Výstupem experimentu byla tato pozorování: (1) Při volné exploraci *pegboardu* měli potkani tendenci, prozkoumávat jej po vrstvách. Bylo měřeno, v jakém směru projde potkan kolem kolíku – zda ve vertikálním (ve směru osy z) nebo v horizontálním (ve směru osy x). Horizontální pohyb byl signifikantně častější než vertikální (průměrně asi 55 horizontálních a 18 vertikálních pohybů na jednoho potkana a kolo explorace). (2) Při volné exploraci 3D mřížové klece potkani vykazovali podobné chování. Opět bylo měřeno, v jakém směru projde potkan kolem trámečku. Oba horizontální pohyby (ve směru os x a y) byly zastoupeny signifikantně častěji než vertikální (ve směru osy z). Mezi dvěma typy horizontálních pohybů nebyl signifikantní rozdíl (průměrně asi 45 pohybů ve směru osy x, 50 pohybů ve směru osy y a 10 pohybů ve směru osy z na jednoho potkana a kolo explorace). (3) Po přidání překážky potkani nejprve vykazovali taktiku postupného stoupání po vrstvách a teprve až vystoupali dostatečně vysoko, překážku obešli, obrázek 11e. (4) Jakmile si osvojili obcházení překážky, signifikantně častěji preferovali vykonat nejprve horizontální část cesty a poté její vertikální část. Takto se tomu dělo také při zpáteční cestě do výchozího bodu, obrázek 11f. (5) Stejná tendence (nejdříve jít vodorovně, pak svisle) se u potkanů objevovala také, pokud byla překážka posunuta po diagonále *pegboardu* o něco výše. Tuto strategii uplatnila většina potkanů dokonce i tehdy, pokud to bylo energeticky nevýhodné – při zpáteční cestě dolů s překážkou posunutou nahoru.



Autoři studie interpretují tyto výsledky jako preferenci potkanů pro horizontální pohyb a snahu odložit pohyb vertikální, jak nejvíce to jde. Tendence minimalizovat vertikální pohyby je dle nich důsledkem jejich vyšší energetické náročnosti oproti pohybům v horizontální rovině. K posledně zmíněnému fenoménu – tedy držení se strategie „nejdřív vodorovně, pak svisle“ – někdy dochází i v případě energetické nevýhodnosti této strategie. Jako řešení autoři navrhuji, že zvířata používají strategii „dočasného odložení námahy“ (*temporal discounting of effort*). Ta je inspirovaná jedním z optimalizačních modelů získávání potravy – *temporal discounting of reward*. Zvíře raději volí menší odměnu hned než větší odměnu později, protože ono později by nemuselo přijít. Výhodu strategie „dočasného odložení námahy“ zdůvodňují analogicky. Ochota potkanů chodit po diagonále obou zařízení (tedy příklad kombinace obou typů pohybů) je dle nich dána energetickou výhodou, která převáží výhodu výše zmíněné strategie.

#### **4.4. Přínos behaviorálních experimentů – diskuze**

Behaviorální experimenty jasně ukázaly tyto navigační schopnosti hlodavců: Hlodavci dokáží navigovat i v komplexním prostoru s výraznou vertikální složkou (Grobéty & Schenk 1992b, Jovalekic et al. 2011). Dokáží se pohybovat přímo svisle (Grobéty & Schenk 1992b, Bardunias & Jander 2000) a také hlavou dolů, i když v této pozici jsou u potkanů jejich orientační schopnosti zhoršené (Calton & Taube 2005). Vertikálních prvků dokáží využívat k navigaci. Pokud mají tyto prvky k dispozici, mohou být jejich výsledky lepší než výsledky zvířat, jež tyto prvky k dispozici nemají (Grobéty & Schenk 1992a), nebo než jejich vlastní výsledky z pokusů, kdy tyto prvky k dispozici neměli (Moghaddam et al. 1996).

Diskutovaným tématem je ovšem míra, s jakou se dokáží orientovat ve vertikálním směru, a zda je vertikální dimenze kódována rovnocenně s dimenzemi horizontálními (Hayman et al. 2011, Ulanovsky 2011, Jeffery et al. 2013, Geva-Sagiv et al. 2015, Finkelstein et al. 2016). Tato otázka je obzvláště skloňovaná právě u hlodavců. Ve srovnání s primáty a letouny využívá totiž většina hlodavců možností vertikálních pohybů méně. Z toho důvodu je možné se domnívat, že precizní reprezentace vertikálního směru u nich není natolik potřebná jako u výše zmiňovaných skupin. V následujících podkapitolách se chci zaměřit především na tuto problematiku.

##### **4.4.1. Co stojí za nárůstem vertikálních pohybů během popsaných experimentů?**

Přirozenou tendencí potkanů je zřejmě pohybovat se po horizontálních vrstvách (Grobéty & Schenk 1992b, Jovalekic et al. 2011). V obou pokusech s kubickým bludištěm tuto tendenci ukázali. Na druhou stranu se však v obou pokusech s přibývajícím množstvím zkušeností dokázali pohybovat více vertikálně, až nakonec zvládli šplhat po konstrukci zcela svisle. Můžeme toto pozorování spojovat s poznatky o reprezentaci vertikální dimenze u hlodavců. Kromě neurobiologických příčin totiž mohlo být zapříčiněno také behaviorálními nebo motorickými vlastnostmi hlodavců.

V prvních kolech pokusů mohli potkani vykazovat vysokou míru úzkosti (*anxiety*), která se s opakováním (rutinizací) úkolu postupně zmenšovala, s čímž se zlepšoval jejich výkon. V obou experimentech však předcházela samotným sledovaným pokusům fáze habituace, v níž si potkani

na konstrukci zvykali. V experimentu IV (Jovalekic et al. 2011) byla dlouhá 10 x 30 minut. To se i pro naivní potkany zdá jako dostatečně dlouhá doba. I další stresové faktory byly autory minimalizovány, například zvířata byla navyklá na handling (situace, kdy se člověk zvířete dotýká rukou, po jisté době přestane zvíře vnímat dotyk jako stresový faktor). Z těchto důvodů nepovažuji vliv *anxiety* za významný.

Vysvětlením by také mohly být nedostatečné motorické schopnosti, které by potkanům umožnily pohybovat se od začátku po konstrukci svisle. Alternativním vysvětlením by byly aspekty neurálního podkladu pro prostorovou orientaci potkanů, tedy schopnost hůře vytvářet reprezentaci prostředí ve vertikálním směru. Druhou alternativu považuji za pravděpodobnější, a to ze dvou důvodů.

(1) Neurobiologická reprezentace místa (míněno ustálení pálení *place cells* v daném místě) se vytvoří pouze tehdy, když se jedinec na onom místě vyskytne. Aby tedy mohla vzniknout komplexní *map-like* reprezentace bludiště, musel by jej potkan prozkoumat v podstatě celé. Naproti tomu motorické schopnosti potkana by se mohly dostatečně zlepšit i v tom případě, pokud by se stereotypně pohyboval po konstantní trase tam a zpět. Díky homogenitě bludiště by jej tak potkan nemusel prozkoumat celé. Například vyšplhat nahoru z pravého předního rohu anebo ze středu zadní stěny je z motorického pohledu stejné. Tento předpoklad ale pro pálení *place cells* neplatí. Je základní vlastností *place cells*, že stejná buňka nepálí stejně, pokud se potkan nachází-šplhá z pravého předního rohu anebo ze středu zadní stěny, vzniklá *place field* se liší (O'Keefe & Conway 1978).

(2) Zformování neurobiologické reprezentace místa je podmíněno zformováním sítě šestiúhelníků, zformováním *grid fields*. Pro formaci pravidelné sítě šestiúhelníků *grid cells* je přitom třeba více než letmý průchod daným místem. Formace takovéto pravidelné a ustálené sítě vyžaduje čas úměrný tomu, jak intenzivně zvíře prostředí prozkoumává. Přestože *grid cells* jsou aktivní okamžitě po vstupu zvířete do nového prostředí, je třeba řádově několika minut, aby se pomyslné uzly „zaostřily“ a pravidelně rozložily v celém prostoru (Hafting et al. 2005). Pro vytvoření precizní reprezentace prostředí je tak třeba jeho komplexní prozkoumání, ideálně z více směrů. Pokud je prostředí plně trojdimenzionální, je pravděpodobné, že časové nároky na vznik jeho precizní reprezentace budou několikanásobně větší než u jednoduché ploché arény. I u jednoduché ploché arény však trvá přibližně 15 minut intenzivní explorační, než se síť pálení stabilizuje, tj. její struktura koreluje s konečnou strukturou aspoň ze 70 % (Hafting et al. 2005, Moser & Moser 2008).

Můžeme se jen dohadovat, zda se komplexní reprezentace kubického bludiště (Grobéty & Schenk 1992b, Jovalekic et al. 2011) stihla vytvořit již během doby habituace. Ze všech třech zmíněných faktorů (úzkost, motorické schopnosti a neurobiologická reprezentace prostoru) je však, jak se domnívám, třetí zmiňovaný nejnáročnější na čas. Zjednodušeně můžeme uvažovat, že pokud se zvíře krčí v koutě (ať již kvůli motorické nešikovnosti či strnulosti v důsledku úzkosti), mentální reprezentace prostředí se nemůže vůbec nevytvořit. Teprve až aspoň částečně odstraníme tyto překážky, může přijít na řadu tvorba *map-like* reprezentace. Pokud tedy chceme minimalizovat vliv úzkosti a motorické nešikovnosti a soustředit se jen na vytváření mentální reprezentace, je třeba optimalizovat čas věnovaný předtréninku a tréninku.

Postupný nárůst vertikálních pohybů v obou experimentech s kubickým bludištěm tak podle mého korespondoval s postupným vytvářením komplexní reprezentace tohoto bludiště, zejména jeho vertikálních parametrů. Usuzuji tedy, že vertikální směr je u potkanů reprezentován hůře než horizontální – ve smyslu obtížněji vzniká i ve smyslu je méně precizně podchycený. Na základě popisovaných experimentů však nemůžu odvodit, *jak* je reprezentovaný. Nemůžu říct, zda potkani nejsou schopni metrické reprezentace vertikální dimenze (mozaikové schéma, kapitola 3.6.2.) nebo zda tuto dimenzi kódují pouze se zhoršenou přesností odometrické informace.

#### **4.4.2. Jaké strategie využívají potkani při pohybu v komplexním 3D prostředí?**

Výsledky experimentů s kubickým bludištěm (Grobéty & Schenk 1992b, Jovalekic et al. 2011) jsou často dávány do kontrastu. Zjednodušeně Grobéty & Schenk (1992b) ukázali, že potkani při hledání odměny nejprve určí patro, ve kterém se odměna nachází, a toto patro následně horizontálně prohledávají. Jovalekic a kol. (2011) naproti tomu ukázali, že potkani při obcházení překážky nejprve volí horizontální pohyb, teprve poté šplhají přímo nahoru k odměně. O možném vysvětlení toho zdánlivého rozporu nepanuje shoda. Dle mého pramení z rozdílností experimentálního designu.

Srovnáme nejprve vertikální planární uspořádání pokusu Grobétyho & Schenk (1992b) a *pegboard* uspořádání Jovalekice a kol. (2011). Do momentu, než je v druhém pokusu přidána bariéra, jsou výsledky shodné. V obou pokusech potkani prokázali silnou preferenci horizontálních pohybů oproti vertikálním. Jejich počáteční strategií bylo dostat se k odměně systémem vrstevnic (tedy střídání dlouhého horizontálního pohybu a krátkého vertikálního pohybu), později systémem schody (střídání stejně dlouhých horizontálních a vertikálních pohybů). S narůstajícím počtem opakování se jejich trasa stávala přímější, tedy také kratší a rychlejší. Po přidání bariéry v pokusu Jovalekic a kol. (2011) se však potkani vrátili ke své původní strategii – obrázek 11e. Ve vrstevnicích či schodech nejprve vystoupali přímo nahoru, a jakmile se dostali nad bariéru, šli přímo k odměně. Na obrázku 11e je vidět počáteční trajektorii čtyř potkanů. V původní práci jsou otištěny počáteční trajektorie všech (šesti) potkanů a všechny vykazují stejný trend. Tento trend je přitom zcela shodný s výsledky Grobétyho & Schenk (1992b) z vertikálního planárního uspořádání.

Konečná strategie potkanů však byla jít nejprve přímo horizontálně, a poté přímo vertikálně. Dle mého názoru šlo o důsledek specifických podmínek uspořádání pokusu Jovalekice a kol. (2011) – sice (a) startovní pozice potkanů byla vždy stejná a vždy v rohu *pegboardu*, (b) pozice odměny byla vždy stejná a vždy v rohu *pegboardu*. Konstantní start i cíl tak umožnil mechanizaci jejich pohybu – nebylo třeba si pamatovat pozici cíle, stačilo si pamatovat trajektorii. Start na nejnižším patře v kombinaci s cílem na nejvyšším patře pak vytvořil výhodné podmínky pro autory navrhovanou strategii „dočasného odložení námahy“.

Pokud by byla startovní pozice proměnlivá a odměna nadto umístěna ve středové oblasti *pegboardu* jako v experimentu Grobétyho & Schenk (1992b), nebylo by toto chování výhodné. Podívejme se na něj detailně. Pokud by si potkani pamatovali pouze trajektorii, nikoliv cíl, našli by odměnu jen (statisticky) ve čtvrtině případů. Startovní pozice byly ve třech různých výškách. Umístění

odměny bylo ve střední oblasti, tedy na místě méně přehledném a z různých startovních pozic různě viditelném. Aparatura se totiž sestávala ze 144 krychliček, oproti hladké desce, ze které jedním směrem vyčnívaly kolíky. V takovémto méně přehledném prostředí je naopak výhodné nejprve identifikovat, na kterém patře se odměna nachází, a v prostředí redukovaném na patro následně hledat odměnu. Objektivně sice není rozdíl v tom, zda si prostředí redukuje na sloupec či na patro, pohled potkana je však zaměřený horizontálně do roviny před ním, nikoliv vertikálně do prostoru nad jeho hlavou. Jeho rozlišovací schopnosti v rámci patra by tak měly být lepší než v rámci sloupce.

Co se krychlových bludišť týče, jejich základní konstrukce byla v obou pokusech stejná. Zásadně se ale lišily velikostí. Krychle v pokuse Grobéty & Schenk (1992b) se skládala z neuvěřitelných 512 krychliček. Naproti tomu v pokuse Jovalekic a kol. (2011) se bludiště skládalo pouze z 64 krychliček. Již v tohoto rozdílu je patrný obrovský rozdíl v přehlednosti celé konstrukce. Pokud navíc přidáme stejné vlastnosti jako v planárním uspořádání (variabilní start a cíl uvnitř krychle versus konstantní start i cíl na samých rozích krychle), můžeme i v tomto případě vyvodit stejné důsledky pro strategie, které budou v daném uspořádání výhodné.

Tendence potkanů prozkoumávat prostředí po vrstvách (po patrech) je v souladu s tímto závěrem. V době, kdy jsou potkani nejvíce obezřetní, tedy v době, kdy ještě prostředí neznají, volí raději možnost postupovat po vrstevnicích. Tato tendence postupně vymizí, objeví se ovšem znova, pokud se prostředí částečně změní (například přidání bariéry). Ve více komplexní a méně přehledné situaci, je pro potkana výhodnější nejprve najít příslušné patro s odměnou. Pokud by pak došlo k nečekané události, potkan by před sebou měl již jen horizontální část cesty. Ta je pro něj fyzicky méně náročná a kognitivně lépe zpracovatelná (viz text výše). Tento závěr je také v souladu s povrchovou a částečně podzemní ekologií potkanů. Podzemní prostory, ve kterých se potkani pohybují, mají typicky charakter právě vodorovných tunelů uspořádaných v patrech nad sebou.

#### **4.4.3. Je možno tyto poznatky vztáhnout na všechny hlodavce?**

Experiment Wilsona a kol. (2015) ukazuje, že myš nepreferuje vertikální ani horizontální pohyby. V uspořádání typu ježek se ukázalo, že myš stejně tak pravděpodobně zvolí jako další rameno ze stejné polokoule i rameno z opačné polokoule. Toto pozorování koresponduje s rozdílnými ekologiemi a prostorovými strategiemi potkana a myši. Potkani jsou výrazně vázaní na povrchy a preferují pohyb po zhruba horizontální rovině. Myši naproti tomu výborně a často šplhají a nedělá jim problém ani pohyb hlavou dolů. Do jaké míry jsou tyto schopnosti určeny ekologií a do jaké míry jsou ovlivnitelné zkušenostmi (ontogenezí) a učením? I potkan (povrchové zvíře) se může naučit komplexně využívat 3D prostor (Grobéty & Schenk 1992b, Jovalekic et al. 2011). Vliv ontogeneze je tedy významný. Mají všichni hlodavci stejně dobrou reprezentaci 3D prostoru? Zdá se, že ne (Wilent et al. 2015).

Kott a kol. (2016) porovnávali tendence laboratorní myši domácí (*Mus musculus*), tří druhů afrických rypošů (*Fukomys mechowii*, *Fukomys darlingi*, *Heliophobius argenteocinereus*) a převážně podzemního kurora (*Spalacopus cyanus*) v experimentu optického útesu (*visual cliff*). Aréna byla rozdělena do dvou částí: polovina její podlahy byla pokryta šachovnicí, druhou polovinu však tvořilo

průhledné plexisklo a stejná šachovnice byla umístěna až 50 cm pod skutečnou podlahou arény. Vznikla tak iluze, že hloubka podlahy v jednotlivých polovinách je odlišná. Mezi polovinami byla vyvýšená plošina, na kterou bylo zvíře umístěno. Bylo sledováno, na jakou polovinu arény seskočí. Volby všech třech druhů rypošů byly náhodné, čímž se ukázala jejich neschopnost odhadnout hloubku. Volby kurora i myši byly signifikantně vychýlené ve prospěch seskoku na „mělkou“ polovinu arény. Myši však navíc volily „mělkou“ polovinu signifikantně častěji než kurorové. Výsledek rypošů je zřejmě důsledkem jejich redukováných zrakových schopností. Rozdíl mezi kurory a myšmi však nelze anatomií oka vysvětlit a souvisí nejspíše s ekologií živočicha. Myši jsou povrchová, dobře a často šplhající zvířata. Kurorové naproti tomu tráví většinu života v podzemních tunelech (Kott et al. 2016). Z prezentovaných výsledků můžeme předpokládat, že mentální reprezentace vertikální dimenze myši by byla značně přesnější oproti kurorově. Jde tak zřejmě o další ukázkou provázanosti ekologie živočicha a přesnosti reprezentace jednotlivých dimenzí.

Nakonec se Vraťme k otázce Finkelsteina a kol. (2016) v kapitole 4.2. Můžeme čekat izotropní reprezentaci prostředí, když samo prostředí (vymezíme-li ho behaviorálně jako oblast, kde se zvíře může přirozeně nacházet) je vysoce anizotropní? Experimentální zařízení v pokusech II, III i IV byla izotropní. Přesto chování, které potkani vykazali, izotropní nebylo. To ukazuje, že behaviorálně vymezený prostor se lišil od prostoru vymezeného stěnami experimentálních zařízení. Na základě tohoto se domnívám, že mentální reprezentace je ovlivněna tím, do jaké míry reálné prostředí koresponduje s prostředím vymezeným behaviorálně. Rovnocenně a s nejvyšší přesností bude reprezentováno behaviorálně vymezené prostředí, okolní prostor oproti tomu bude reprezentován nestejnocenně, s menší precizností. Reprezentace vertikální dimenze se tak bude mezi jednotlivými hlodavci lišit, a to podle jejich prostorové strategie. Nebude se však lišit mechanismem vzniku, pouze svou přesností.

Nyní již mohu odpovědět na poslední výzkumnou otázku. *Jakým způsobem lze u různých druhů zjistit odlišnosti ve schopnostech orientace v komplexním 3D prostředí?* Nejprve je vhodné vybrat druh, u kterého již předpokládáme schopnost pohybu a orientace v komplexním 3D prostředí. Nápodědou by nám mohly být prvky chování s vertikální složkou běžně pozorované i v planárních horizontálních uspořádáních – panáčci (*rearing*) a skoky (Žampachová et al. 2017). Například krysa (*Rattus rattus*) je v mnoha ohledech potkanovi podobná, ve schopnosti a tendenci využívat vertikální dimenzi však potkana významně předčí (Foster et al. 2011; Cox et al. 2000). I druhy s menšími orientačními schopnostmi však mohou prokázat výrazné učení (Grobéty & Schenk 1992b), proto je třeba jej sledovat. Dále je nutné odfiltrvat fylogenezi. Nejvhodnější jsou v tomto směru komparativní studie, ve kterých jsou testovány blízkce příbuzné druhy hlodavců lišící se ekologií ve stejném experimentálním uspořádání. Posledním krokem by pak bylo propojení těchto poznatků s neurálním základem umožňujícím reprezentaci v 3D prostředí. Žádaným experimentem by jistě také byla trojdimenzionální obdoba Tolmanova experimentu zkratky (Tolman et al. 1946, reprint 1992).

## 5. Všeobecná diskuze a závěr

Cílem této práce bylo shrnout dosavadní poznatky o orientaci hlodavců v prostoru s obzvláštním zaměřením na vertikální dimenzi. Na problematiku jsem se chtěla povídat z neurobiologického i behaviorálního hlediska. Na začátku práce jsem si přitom stanovila čtyři otázky, na něž jsem hledala odpověď. Výsledek můžeme shrnout takto.

- Vertikální dimenze u hlodavců může být reprezentována jinak než horizontální dimenze. Odlišnost přitom není v lišícím se mechanismu vzniku mentální reprezentace, ale v přesnosti zejména odometrické informace.
- Přesnost mentální reprezentace vertikální dimenze se mezi druhy může lišit. Letouni vykazují mimořádně dobrou reprezentaci všech třech os, potkani naproti tomu vytvářejí jen velmi nepřesnou reprezentaci vertikální osy.
- Na základě behaviorálních pokusů se zdá, že rozdíly v přesnosti mentální reprezentace vertikální dimenze pramení z ekologie živočicha. S větší přesností jsou reprezentovány takové směry v prostoru, ve kterých se živočich přirozeně pohybuje. Zkušenosti nabyté během ontogeneze a učení však mohou významně zlepšit reprezentaci i ostatních směrů.
- K rozlišení vlivu fylogeneze a ekologie na schopnosti orientace v komplexním 3D prostředí je třeba vybrat k dalšímu výzkumu blízké příbuzné druhy, lišící se však svou ekologií. Obzvláště vhodnými čeleděmi k tomuto výzkumu jsou *Muridae*, *Cricetidae* a *Sciuridae*. Mezi jejich zástupci se totiž objevuje velmi široká škála prostorových strategií od podzemní (s výjimkou *Sciuridae*), přes povrchovou až k arboreální a semi-aquatické.

Zatím však máme jen obecnou představu o problematice, detailní mechanismy ani příčiny (ať evoluční či ontogenetické) však známy nejsou.

Aby se mohla diskuze o plasticitě kognitivní mapy opírat o více než domněnky, předpoklady a odvozované informace, je třeba rozšířit řady experimentálních zvířat. A to (1) o druhy blízké příbuzné, ovšem lišící se svou ekologií od momentálně zkoumaných druhů a (2) o bazální druhy skupin, které zahrnují momentálně zkoumané druhy. Tímto bychom mohli zodpovědět řadu otázek o evoluci prostorové orientace. A dále pak (3) o zvířata různého stáří téhož druhu a (4) o zvířata s jinými životními zkušenostmi téhož druhu. Tímto bychom naopak mohli zodpovědět řadu otázek o ontogenezi prostorové orientace. Možnost komplexnějších výsledků skýtají experimenty s behaviorálně orientovaným designem v kombinaci s měřením aktivity zvolených typů neuronů.

Závěrem je pozitivní dodat, že autoři si tyto mezery uvědomují a postupně se je snaží zaplnit. Například Finkelstein a kol. (2016) avizují budoucí experimenty s myší, tedy se zvířetem, které dobře a často šplhá, čímž se liší od nejčastěji zkoumaného potkana. Z části souvisí tento trend také s rozvojem zobrazovacích technik. Tento rozvoj ostatně stále pokračuje, věřím tak, že výzkum orientace v komplexním 3D prostředí má veškeré předpoklady, aby se stal dynamicky se rozvíjející disciplínou.



## 6. Citovaná literatura

ADW – Animal Diversity Web. <http://animaldiversity.org>

- Aflalo, T. N., & Graziano, M. S. A. (2008). Four-Dimensional Spatial Reasoning in Humans. *Journal of Experimental Psychology*, 34(5), 1066–1077.
- Alme, C. B., Miao, C., Jezek, K., Treves, A., Moser, E. I., & Moser, M. (2014). Place cells in the hippocampus: Eleven maps for eleven rooms. *PNAS*, 111(52), 18428–18435.
- Amaral, D. G., & Witter, M. P. (1989). The three-dimensional organization of the hippocampal formation: A review of anatomical data. *Neuroscience*, 31(3), 571–591.
- Anderson, M. I., & Jeffery, K. J. (2003). Heterogeneous Modulation of Place Cell Firing by Changes in Context. *The Journal of Neuroscience*, 23(26), 8827–8835.
- Bardunias, P. M., & Jander, R. (2000). Three dimensional path integration in the house mouse (*Mus domestica*). *Naturwissenschaften*, 87, 532–534.
- Bostock, E., Muller, R. U., & Kubie, J. L. (1991). Experience-dependent Modifications of Hippocampal Place Cell Firing. *Hippocampus*, 1(2), 193–206.
- Burgess, N. (2008). Spatial Cognition and the Brain. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 1124, 77–97.
- Calton, J. L., & Taube, J. S. (2005). Degradation of Head Direction Cell Activity during Inverted Locomotion. *Journal of Neuroscience*, 25(9), 2420–2428.
- Cameron, H. A., & McKay, R. D. G. (2001). Adult neurogenesis produces a large pool of new granule cells in the dentate gyrus. *Journal of Comparative Neurology*, 435, 406–417.
- Cox, M. P. G., Dickman, C. R., & Cox, W. G. (2000). Use of habitat by the black rat (*Rattus rattus*) at North Head, New South Wales: an observational and experimental study. *Austral Ecology*, 25, 375–385.
- Etienne, A. S., Sitbon, S., Dahn-Hurni, C., & Maurer, R. (1994). Golden hamsters on the eight-arm maze in light and darkness: The role of dead reckoning. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 47B(4), 401–425.
- Etienne, A. S., Joris-Lambert, S., Dahn-Hurni, C., & Reverdin, B. (1995). Optimizing visual landmarks: two- and three-dimensional minimal landscapes. *Animal Behaviour*, 49(1), 165–179.
- Finkelstein, A., Derdikman, D., Rubin, A., Foerster, J. N., Las, L., & Ulanovsky, N. (2015). Three-dimensional head-direction coding in the bat brain. *Nature*, 517, 159–164.
- Finkelstein, A., Las, L., & Ulanovsky, N. (2016). 3-D Maps and Compasses in the Brain. *Annual Review of Neuroscience*, 39, 171–196.
- Foster, S., King, C., Patty, B., & Miller, S. (2011). Tree-climbing capabilities of Norway and ship rats. *New Zealand Journal of Zoology*, 38(4), 285–296.
- Geva-Sagiv, M., Las, L., Yovel, Y., & Ulanovsky, N. (2015). Spatial cognition in bats and rats: from sensory acquisition to multiscale maps and navigation. *Nature Reviews, Neuroscience*, 16(February), 94–108.
- Grieves, R. M., & Jeffery, K. J. (2017). The representation of space in the brain. *Behavioural Processes*, 135, 113–131.
- Grobéty, M. C., & Schenk, F. (1992a). The influence of spatial irregularity upon radial-maze performance in the rat. *Animal Learning & Behavior*, 20(4), 393–400.
- Grobéty, M. C., & Schenk, F. (1992b). Spatial learning in a three-dimensional maze. *Animal Behaviour*, 43, 1011–1020.
- Hafting, T., Fyhn, M., Molden, S., Moser, M.-B., & Moser, E. I. (2005). Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature*, 436(August), 801–806.

- Hayman, R., Verriotes, M. A., Jovalekic, A., Fenton, A. A., & Jeffery, K. J. (2011). Anisotropic encoding of three-dimensional space by place cells and grid cells. *Nature Neuroscience*, 14(9), 1182–1188.
- Hayman, R. M. A., Casali, G., Wilson, J. J., & Jeffery, K. J. (2015). Grid cells on steeply sloping terrain: evidence for planar rather than volumetric encoding. *Frontiers in Psychology*, 6(July).
- Hok, V., Save, E., & Poucet, B. (2005). Coding for spatial goals in the prelimbic–infralimbic. *PNAS*, 102(12), 4602–4607.
- Holbrook, R. I., & Burt de Perera, T. (2011). Three-dimensional spatial cognition: information in the vertical dimension overrides information from the horizontal. *Anim Cogn*, 14, 613–619.
- Hough, G. E., & Bingman, V. P. (2004). Spatial response properties of homing pigeon hippocampal neurons: Correlations with goal locations, movement between goals, and environmental context in a radial-arm arena. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 190(12), 1047–1062.
- Cho, Y. H., Delcasso, S., & Jeantet, Y. (2006). Item organization in three-dimensional space and their discriminability in a mouse operant behavioral task. *Behavioural Brain Research*, 167, 23–29.
- Jacobs, L. F., & Schenk, F. (2003). Unpacking the cognitive map: the parallel map theory of hippocampal function. *Psychological Review*, 110(2), 285–315.
- Jankowski, M. M., & O'Mara, S. M. (2015). Dynamics of place, boundary and object encoding in rat anterior claustrum. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 9(October), 250.
- Jeffery, K. J., Anand, R. L., & Anderson, M. I. (2006). A role for terrain slope in orienting hippocampal place fields. *Experimental Brain Research*, 169(2), 218–225.
- Jeffery, K. J. (2007). Integration of the Sensory Inputs to Place Cells: What, Where, Why, and How? *Hippocampus*, 17, 775–785.
- Jeffery, K. J., Jovalekic, A., Verriotes, M. A., & Hayman, R. (2013). Navigating in a three-dimensional world. *Behavioural Brain Research*, 36, 523–587.
- Jeffery, K. J., Wilson, J. J., Casali, G., & Hayman, R. M. (2015). Neural encoding of large-scale three-dimensional space — properties. *Frontiers in Psychology*, 6(July).
- Jezek, K., Henriksen, E. J., Treves, A., Moser, E. I., & Moser, M. (2011). Theta-paced flickering between place-cell maps in the hippocampus. *Nature*, 478, 246–249.
- Jovalekic, A., Hayman, R., Becares, N., Reid, H., Thomas, G., Wilson, J., & Jeffery, K. (2011). Horizontal biases in rats' use of three-dimensional space. *Behavioural Brain Research*, 222, 279–288.
- Knierim, J. J., McNaughton, B. L., & Poe, G. R. (2000). Three-dimensional spatial selectivity of hippocampal neurons during space flight. *Nature Neuroscience*, 3(3), 211–212.
- Kott, O., Němec, P., Fremlová, A., Mazoch, V., & Šumbera, R. (2016). Behavioural Tests Reveal Severe Visual Deficits in the Strictly Subterranean African Mole-Rats (Bathyergidae) but Efficient Vision in the Fossorial Rodent Coruro (Spalacopus cyanus, Octodontidae). *Ethology*, 122, 682–694.
- Kropff, E., Carmichael, J. E., Moser, M., & Moser, E. I. (2015). Speed cells in the medial entorhinal cortex. *Nature*, 523(July), 419–424.
- Lever, C., Wills, T., Cacucci, F., Burgess, N., & O'Keefe, J. (2002). Long-term plasticity in hippocampal place-cell representation of environmental geometry. *Nature*, 416, 90–94.
- Marozzi, E., & Jeffery, K. J. (2012). Place, space and memory cells. *Current Biology*, 22(22), R939–R942.
- Mayer, U., Watanabe, S., & Bischof, H. J. (2013). Spatial memory and the avian hippocampus: Research in zebra finches. *Journal of Physiology - Paris*, 107, 2–12.
- Moghaddam, M., Kaminsky, Y. L., Zahalka, A., & Bures, J. (1996). Vestibular navigation directed by the slope of terrain. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93(April), 3439–3443.

- Moritz, R. E., Burda, H., Begall, S., & Němec, P. (2007). Magnetic compass: a useful tool underground. In *Subterranean Rodents* (pp. 161-174). Springer Berlin Heidelberg.
- Moser, E. I., & Moser, M.-B. (2008). A Metric for Space. *Hippocampus*, 18, 1142–1156.
- Murphy-Chutorian, E., & Trivedi, M. M. (2009). Head Pose Estimation in Computer Vision: A Survey. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*, 31(4), 607-626. Zdroj obrázku.
- Nekovářová, T., Fajnerová, I., & Sedláková, K. (2016). Kapitola 3, Reprezentace prostoru v mozku. In: Horáček, J., Kesner, L., Höschl, C., Španiel, F. et al. eds. *Mozek a jeho člověk, mysl a její nemoci*. Národní ústav duševního zdraví, Galén. ISBN 978-80-7492-283-1.
- Odling-Smee, L., & Braithwaite, V. A. (2003). The role of learning in motivation. *Fish and Fisheries*, 4, 235–246.
- O'Keefe, J., & Conway, D. H. (1978). Brain Hippocampal Place Units in the Freely Moving Rat: Why They Fire Where They Fire. *Experimental Brain Research*, 31(4), 573–590.
- O'Keefe J. & Nadel L. (1978). *The Hippocampus as a Cognitive Map*. Oxford University Press.
- O'Keefe, J., & Speakman, A. (1987). Single unit activity in the rat hippocampus during a spatial memory task. *Experimental Brain Research*, 68, 1–27.
- O'Keefe, J., & Burgess, N. (1996). Geometric determinants of the place fields of hippocampal neurons. *Nature*, 381, 425–428.
- Olton, D. S., & Samuelson, R. J. (1976). Remembrance of Places Passed: Spatial Memory in Rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 2(2), 97–115.
- Rolls, E. T., Miyashita, Y., Cahusac, P. M., Kesner, R. P., Niki, H., Feigenbaum, J. D., Bach, L. (1998). Hippocampal neurons in the monkey with activity related to the place in which a stimulus is shown. *Journal of Neuroscience*, 94(4), 1797-1813.
- Rossier, J., Haeberli, C., & Schenk, F. (2000). Auditory cues support place navigation in rats when associated with a visual cue. *Behavioural Brain Research*, 117, 209–214.
- Saab, B. J., Georgiou, J., Nath, A., Lee, F. J. S., Wang, M., Michalon, A., ... Roder, J. C. (2009). NCS-1 in the Dentate Gyrus Promotes Exploration, Synaptic Plasticity, and Rapid Acquisition of Spatial Memory. *Neuron*, 63(5), 643–656.
- Savelli, F., Yoganarasimha, D., & Knierim, J. J. (2008). Influence of Boundary Removal on the Spatial Representations of the Medial Entorhinal Cortex. *Hippocampus*, 18, 1270–1282.
- Shapiro, M. L., Tanila, H., & Eichenbaum, H. (1997). Cues That Hippocampal Place Cells Encode: Dynamic and Hierarchical Representation of Local and Distal Stimuli. *Hippocampus*, 7, 624–641.
- Soubusta J. (2012) *Fyzika pevných látek*. Univerzita Palackého v Olomouci. <http://fyzika.upol.cz/cs/predmety-kef-slo/fyzika-pevnych-latek>
- Stackman, R. W., Tullman, M. L., & Taube, J. S. (2000). Maintenance of Rat Head Direction Cell Firing During Locomotion in the Vertical Plane. *J. Neurophysiol.*, 83, 393–405.
- Stringer, K. G., Martin, G. M., & Skinner, D. M. (2005). The effects of hippocampal lesions on response, direction, and place learning in rats. *Behavioral Neuroscience*, 119(4), 946–952.
- Sutherland, L., Holbrook, R. I., & Burt De Perera, T. (2009). Sensory system affects orientational strategy in a short-range spatial task in blind and eyed morphs of the fish, *Astyanax fasciatus*. *Ethology*, 115, 504–510.
- Taube, J. S., Muller, R. U., & Ranck, J. B. (1990a). Head-Direction Cells Recorded from the Postsubiculum in Freely Moving Rats. I. Description and Quantitative Analysis. *The Journal of Neuroscience*, 10(2), 420–435.

- Taube, J. S., Muller, R. U., & Ranck, J. B. (1990b). Head-Direction Cells Recorded from the Postsubiculum in Freely Moving Rats. II. Effects of Environmental Manipulations. *The Journal of Neuroscience*, 10(2), 436–447.
- Taube, J. S., Wang, S. S., Kim, S. Y., & Frohardt, R. J. (2013). Updating of the spatial reference frame of head direction cells in response to locomotion in the vertical plane. *Journal of Neurophysiology*, 109, 873–888.
- Tolman, E. C., Ritchie, B. F., & Kalish, D. (1946, reprint 1992). Studies in Spatial Learning. I. Orientation and the Short-Cut. *Journal of Experimental Psychology: General*, 121(4), 429–434.
- Tolman, E. C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *The Psychological Review*, 55(4), 189–208.
- Tsao, A., Moser, M. B., & Moser, E. I. (2013). Traces of experience in the lateral entorhinal cortex. *Current Biology*, 23(5), 399–405.
- Tsoar, A., Nathan, R., Bartan, Y., Vyssotski, A., Dell, G., & Ulanovsky, N. (2011). Large-scale navigational map in a mammal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(37), E718–E724.
- Ulanovsky, N., & Moss, C. F. (2007). Hippocampal cellular and network activity in freely moving echolocating bats. *Nature Neuroscience* 10(2), 224–233.
- Ulanovsky, N. (2011). Neuroscience: How Is Three-Dimensional Space Encoded in the Brain? *Current Biology*, 21(21), 886–888.
- Valerio, S., Clark, B. J., Chan, J. H. M., Frost, C. P., Harris, M. J., & Taube, J. S. (2010). Directional learning, but no spatial mapping by rats performing a navigational task in an inverted orientation. *Neurobiology of Learning and Memory*, 93(4), 495–505.
- Wilent, W. B., & Nitz, D. a. (2007). Discrete place fields of hippocampal formation interneurons. *Journal of Neurophysiology*, 97(6), 4152–61.
- Wilson, J. J., Harding, E., Fortier, M., James, B., Donnett, M., Kerslake, A., O’Leary, A., Zhang, N., & Jeffery, K. (2015). Spatial learning by mice in three dimensions. *Behavioural Brain Research*, 289, 125–132.
- Wilson, D. E., Lacher, T. E. Jr., & Mittermeier, R.A. eds. (2016a). Handbook of the Mammals of the World. Vol. 6. Lagomorphs and Rodents I. Lynx Edicions, Barcelona.
- Wilson, J. J., Page, H., & Jeffery, K. J. (2016b). A proposed rule for updating of the head direction cell reference frame following rotations in three dimensions. *bioRxiv*. Preprint. <http://biorxiv.org/content/early/2016/03/15/043711>
- Xavier, G. F., & Costa, V. C. I. (2009). Dentate gyrus and spatial behaviour. *Progress in Neuro-Psychopharmacology and Biological Psychiatry*, 33, 762–773.
- Yartsev, M. M., & Ulanovsky, N. (2013). Representation of three-dimensional space in the hippocampus of flying bats. *Science* 340, 367–372.
- Yoder, R. M., & Taube, J. S. (2014). The vestibular contribution to the head direction signal and navigation. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 8(April), 32.
- Zoladek, L., & Roberts, W. A. (1978). The sensory basis of spatial memory in the rat, 6(1), 77–81.
- Žampachová, B., Kaftanová, B., Šimánková, H., Landová, E., & Frynta, D. (2017). Consistent Individual Differences in Standard Exploration Tasks in the Black Rat (*Rattus rattus*). *Journal of comparative psychology (Washington, DC: 1983)*.